LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE.

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXV

1er FASCICULE

I. Research on the digestive system of the Schizopoda. Anatomy, histology and physiology, by Charles GELDERD, D. Sc.

II Les cinèses somatiques dans le Marsilia, par le Dr J. BERGHS.

III. Les phénomènes de l'étape synaptique representent-ils une caryocinèse avortée?, par Victor GRÉGOIRE.

IV. Some points in the structure of the larva of Lanice conchilega, by Geo. A. ELRINGTON, D Sc., F. L. S.

V. Les nerfs et les terminaisons nerveuses de la membrane du tympan, par le Prof. Doct. Agostino GEMELLI, O F M.

VI. L'« Étape synaptique » dans le Thysanozoon brocchii, par le Dr Willy DETON.

VII. Spermatogénèse dans les batraciens. La spermatogénèse dans l'Alytes obstetricans, par F A. JANSSENS & J. WILLEMS.

VIII. Caryocinese, centrosome et kinoplasme dans le Stypocaulon scoparium, par E. ESCOYEZ.

IX Les débuts de l'ovogénese dans le Dytiscus marginalis, par Paul DEBAISIEUX.

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE
rue de la Monnaie.

1909

Eg7 7(13)

1964

Research on the digestive system of the Schizopoda

ANATOMY, HISTOLOGY AND PHYSIOLOGY

BY

Charles GELDERD, D. Sc.

LABORATORY OF ZOOLOGY, INSTITUT CARNOY, LOUVAIN UNIVERSITY.

(*Memoir received 10. December 1906.*)

Research on the digestive system of the Schizopoda

INTRODUCTION.

The present work on the digestive system of the Schizopoda is part of a group of investigations, on the morphology of the Arthropoda, undertaken by Professor GILSON with the help of his students.

The chief purpose of this research is to make known, with as much detail and precision as possible, the internal organisation of these animals, in order to discover whether the like and the different characters that are found between one group and another, and between one species and another, tend *to bring together or to separate them*, in the same way as the study of their purely external characters. In other words, does the study of their internal organisation lead us to classify them in the same way, as the study of their purely external morphology? It is on the latter that even the most recent systems of classification are almost exclusively based, although their authors are anxious to express the natural relationships of the groups and the species.

Nevertheless, we desire to impress on our readers that the end in view of this research is in no way to bring forward a system of classification, based on the study of the internal anatomy, in place of that which depends on the knowledge of the external characters. Such an intention would not be justifiable. It would be less justifiable, in fact, than that which would refuse *a priori* to give any value to the characters of internal structure.

We wish to make it clear, that the object of these investigations is to find out *whether there is a concordance between the variations of the internal structure, and those of the external characters of the Arthropoda; or*

whether this concordance is wanting; or, from a phylogenetic point of view, whether the causes which have brought about the external differences, that characterise the various species and groups at the present day, have acted at the same time upon their internal organisation, and how far they have modified or respected that internal organisation.

Many naturalists seem to spend their lives in the study of infinitely minute surface details, with the view of finding specific characters, and not to pay the slightest attention to the details of the inner structure. Allowing that the external characters may be more important, we consider that the systems of classification in which the internal anatomy is utterly neglected may be found some day to be erroneous in many points and will necessitate further rearrangement in the future. At all events, such systems must remain under suspicion as long as anatomical researches have not shown that no discordance in this internal construction exists between forms bundled together in groups based on purely external characters. We do not suggest that minute internal anatomical differences are more important than minute external ones, and sufficient to make up groups in spite of the existence of the latter.

Yet, it is reasonable to ask ourselves, whether, we may neglect at the present day, without being wanting in scientific exactitude, the variations in the internal organisation, in the study of the affinities, and in the hypothetical establishment of the natural groups.

The reply to this question of scientific method still calls for vast research, and can only be settled after the accumulation of a great number of data, bearing upon the question of the structure of the internal organs. On account of technical difficulty, perhaps, they have been very much less studied than the surface details.

A series of memoirs, undertaken for this purpose, have already appeared in this review. Besides the interest they possess individually as morphological descriptions, we may say that they form already an important collection of material, ready to be used by future investigators for the study of this question of parallelism or non-parallelism, in the evolution of the internal and external organs of the Arthropoda.

We think it may be useful to give here a list of these works :

Les glandes odorifères du Blaps mortisaga et d'autres espèces. Prof. G. Gilson. 1888.

Le poumon des arachnides. L. Berteaux. 1889.

La soie et les appareils sericigènes. Lépidoptères. Prof. G. GILSON, 1890.

Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les Edriophthalmes. Prof. IDE. 1891.

Le tube digestif des Edriophthalmes. Prof. IDE. 1892.

La soie et les appareils sericigènes. Trichoptères. Prof. G. GILSON, 1894.

Étude comparée des glandes de Gilson, organes métamériques des larves d'insectes. M. HENSEVAL. 1896.

Les glandes buccales des larves de Trichoptères. M. HENSEVAL. 1897.

Les glandes à essence du Cossus ligniperda. M. HENSEVAL. 1897.

Recherches sur les branchies des crustacés. G. KIMUS. 1898.

Le Thrixion Halidayanum ROND. *Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des tachinaires.* J. PANTEL, 1898.

Les glandes sericigènes des Lépidoptères. Prof. G. GILSON.

Étude comparée des glandes pygidiennes chez les carabides et les dytiscides avec quelques remarques sur le classement des carabides. F. DIERCKX, 1899.

Les glandes pygidiennes des coléoptères. 2e mémoire. F. DIERCKX. 1901.

Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes. R. DE SINÉTY. 1901.

The present research is the natural continuation of that of Professor IDE on the Edriophthalmia. We have endeavoured to treat the group of the Schizopoda, as he has done those of the Isopoda and Amphipoda. In order to facilitate the study of the two works, we have preserved as far as possible the reference letters of Professor IDE.

Much has already been written on the Decapoda and the Edriophthalmia, but the comparative anatomy of the digestive system of the Crustacea in general has yet to be done. To make a general comparison, it is absolutely necessary to make a detailed study of all the groups. We have no intention of giving a history here of what has been done in the groups of the Decapoda and Edriophthalmia. It will be found treated at length in the memoir of Professor IDE, who was the first to publish a complete study of the digestive system of the Isopoda and the Amphipoda. He has shown what he considers to be homologous pieces in the stomachs of the Decapoda and the Edriophthalmia.

Years before, MILNE-EDWARDS had made an attempt to compare the stomach pieces in these groups from the descriptions given by LEREBOUL-

LET. After him, the homologies of the moveable pieces in the Decapoda and the Edriophthalmia was admitted by the well known investigators. But, to repeat, to endeavour to establish the homologies of all the pieces which make up the complicated structure of the stomach in the Crustacea, requires a complete study of all the pieces, with all the details of structure, in all the groups. This has not yet been done.

In examining the stomach of *Mysis*, our attention was drawn to the complexity of its stomach pieces. We therefore proposed to describe, as fully as possible, the structure both anatomical and histological, of the digestive system of the Schizopoda, to compare it with that of the Decapoda and Edriophthalmia, as a contribution to the comparative anatomy of the Crustacea, and for the study of the question of parallelism or non-parallelism, in the evolution of the internal and external organs of the Arthropoda.

Brief descriptions are to be found here and there in the different authors on the digestive system of the Schizopoda; the complexity of the stomach apparatus is generally admitted, but no complete anatomy has yet been written.

We have taken as type of the Schizopoda the *Macromysis flexuosa*. After describing as fully as possible our type, we have pointed out the differences of structure that are found in the following species :

Macropsis slabberi.
Schistomysis ornata.
Mysis vulgaris.
Schistomysis spiritus.
Gastrosaccus spinifer.
Mysidopsis gibbosa.
Anchialus agilis.
Siriella.
Nyctiphanes couchii.

With regard to the stomach pieces, our research has led to the following general conclusion : *the stomach of the Schizopoda possesses the same structural plan as that of the Decapoda and the Edriophthalmia, and contains several pieces homologous to the pieces of the stomach in those groups.*

These pieces are five in number, and are found uniformly in these groups, so different from many points of view.

They are :

1° The two lateral pieces of the anterior or cardiac chamber.

2° The two lateral pieces of the posterior or pyloric chamber.

3° The inferior median piece of the posterior or pyloric chamber.

Pieces are found in some species which are wanting in others. These pieces are accessory. As Professor IDE has pointed out, in the Edriophthalmia there is opposition between all the pieces *on the same side*. This opposition *is not found* in the Schizopoda. The latter group ressembles the Decapoda, in that there is opposition between the pieces of one side and the corresponding pieces of the opposite side, whilst there is no direct opposition between all the pieces on the same side.

We leave the detailed comparison of the pieces to the end of the anatomical descriptions.

An interesting question, still unsolved, is the true function of the two chambers which constitute the stomach of the Crustacea. In our conclusions we have given what we consider to be their functions in the Schizopoda.

It will be seen that our research in this group, obliges us to consider the first or cardiac chamber, as having the role simply of preparing the food matters by crushing and masticating, whilst it is in the posterior or pyloric chamber, that the mixing of the food, reduced to fine particles, with the secretions from the digestive gland takes place.

We may mention here, that the internal structure of *Mysis kervillei* differs in no respect from that of *Schistomysis ornata*. From this we may perhaps infer that it is but a variety of the latter, though slight differences of the surface structure are found (1).

There is a tendency at the present day to include *Nyctiphanes couchii* and, in fact, the group of Euphausiidae, amongst the Decapoda. We are of the same opinion.

We wish to express our gratitude to Professor GILSON, under whose direction this research has been carried out, at the Laboratory of Animal Biology, of the Institut CARNOY at Louvain University. It was he who suggested the subject of this work. We wish to thank him for his constant aid and advice.

(1) A careful examination of all the external details has been taken up by one of the workers in the Zoological Laboratory in order to settle the question.

The material for study was collected by Professor GILSON during his voyages of exploration in the North Sea.

METHODS.

We have made sections in our animals in different directions, vertical, transverse, horizontal and oblique. By this means only, is it possible to obtain a precise knowledge of the positions of the stomach pieces in the cavity, and their relations to one another.

Methods of fixing.

Many of our animals have been fixed in a mixture of formaline and alcohol with the following percentage of each :

Commercial formaline at 40 %	5 cc.
Alcohol at 94 %	30 cc.
Distilled water	100 cc.

They have given good results for anatomical study.

If whole animals are put into the fixing solution, it does not penetrate the integument as quickly as is desired, on account of its chitinous nature. We have, therefore, always divided our animals and fixed the thorax and pleon separately. If this is done, the fluids easily penetrate into the tissues, and there is no need to decalcify the integument.

It is useful also to cut off the antennæ, to facilitate the entrance of the liquid into the head part.

The nitrate of copper solution of Professor GILSON has proved an excellent means of fixing Crustacea. We give the formula of this solution :

Nitrate of copper	200 gr.
Commercial formaline	500 cc.
Sea water	200 cc.

7 cc. of the above are used with 100 cc. of sea water.

By the employment of this mixture, all the organs remain in their natural positions, which is of great importance in the case of the stomach pieces. There is very little shrinkage of the epithelium. We have also used the solutions of BOUIN, HERMANN and FLEMMING, which have furnished all that could be desired for the study of histology and cytology.

Yet with all the solutions, and in spite of every precaution, there is always some shrinkage of the epithelium, which thus becomes separated from the chitinous cuticle, as will be seen from our drawings.

Methods of embedding.

If the animals have been cut beforehand, as we have described above, the paraffin penetrates readily enough into the tissues, provided that the larger animals are left in the mixture of chloroform and paraffin from 3 to 4 hours, and for 1 hour in paraffin alone.

The fixing by means of the nitrate of copper solution hardens the tissues. If this solution is used for fixing, the pieces must be left for 6 hours in the mixture of chloroform and paraffin, and for 2 hours in the paraffin.

We have also made use of collodium for embedding, with great advantage, in the case of the larger animals, although the sections are not so fine as those obtained with the paraffin method. The rapid method of Professor Gilson has given excellent results. We give the time employed in the different stages after dehydration :

Mixture of alcohol and ether	20 minutes.
Thin solution of collodium	8 hours.
Washing in a mixture of alcohol and ether	1 minute.
Hardening in a small quantity of chloroform	30 seconds.

Melted paraffin is then added to the chloroform and carefully warmed, till the chloroform has completely evaporated. This generally occupies about 15 minutes. The pieces are then left in melted paraffin for another 15 minutes.

There is a great economy of time in boiling the pieces in a thin solution of collodium during 45 minutes. The pieces are then hardened and transferred to the paraffin as indicated above.

Methods of staining.

We have always coloured our sections on the slides. Pieces stained *en masse* are not uniformly coloured, the chitinous cuticle preventing the stains from penetrating to the innermost tissues with sufficient rapidity. We have made use of Delafields hæmatoxylin solution followed by the acid alcohol wash, the alum carmine solution of Mayer, paracarmine and acid fuchsin.

The best stain for our animals has proved to be that of alum carmine combined with blue carmine, followed by a rapid washing in a feeble solution of picric acid in alcohol.

This method is somewhat long, but it is well worth the trouble, for it brings out with great clearness, the various histological structures. The muscles are coloured with a greenish blue; the chitinous cuticule, so important to distinguish in the stomach pieces is of a grey tint. The nuclei are red.

For the study of histology and cytology, we have employed the hæmatoxylin solution of HEIDENHAIN and the wash in the ammonium sulphate of iron solution, followed by a slight tint of Congo red.

After staining, the preparations are mounted with Canada balsam, or with the euparal of Professor GILSON which has the great advantage of being able to be used after dehydrating in 70 % alcohol.

Isobutyl alcohol has been found to be of the greatest utility when euparal is employed for mounting. It is much less volatile than ethyl alcohol, and absorbs water with much less rapidity. An extremely delicate dehydration may be obtained where difficult objects are to be mounted. In the employment of absolute ethyl alcohol, which has a great avidity for water, there is always a danger of contracting the tissues. This is avoided if isobutyl alcohol be used, and there is no danger of the operator's breath spoiling the preparation. The method of procedure is the following :

Dehydrate with ethyl alcohol at 70 %.
Wash in isobutyl alcohol.
Mount immediately with euparal.

There is therefore an immense saving of time and labour.

It is preferable, however, not to use isobutyl alcohol when the preparations have been coloured with the aniline stains, as a diffusion of the colouring matter is produced.

Chapter I.

ANATOMICAL DESCRIPTIONS.

1. Macromysis flexuosa.

A. Study of the dissected organs.

Speaking generally, the Schizopoda are of small size and somewhat difficult to dissect. It would be impossible to obtain an exact knowledge of their internal structure by this method alone. We have, however, attempted to separate and examine the principals parts of the stomach by simple dissection, in order to obtain an idea of their orientation. It is a rather difficult operation. The animal must be cut by means of a small scalpel finely sharpened, and the pieces separated with fine needles under a dissecting microscope.

Yet, with all possible care, this method is far from giving an exact knowledge of the different stomach pieces, when we have to deal with small Crustacea. It is absolutely necessary to study a series of sections. Without this, we should never have a precise knowledge of the situation in the stomach of the various pieces. Besides, each piece is armed with hairs, teeth or spines of different kinds, directed in different ways; it is impossible, therefore, to mount them on slides without the danger of changing their arrangement. We have, therefore, made use of both methods. To give a general idea of the digestive system of our animal, we will describe what knowledge we have acquired by simple dissection.

Paired appendages, one pair of mandibules, and two pairs of maxillæ, are inserted on either side of the buccal orifice which is in form of a slit. This leads into a narrow passage, the œsophagus, which runs forward obliquely and opens into the ventral wall of a large cavity, the stomach. We refer our reader to Fig. 1 which represent a sideview of *Macromysis flexuosa*, supposed to be transparent to show the disposition of the stomach and the digestive glands.

This cavity is readily seen from the dorsal aspect of the living animal, lying close behind the eyes, and is somewhat green in colour on account of the food it contains. It is oval in form.

A pair of strong chitinous plates armed with teeth, hairs and spines of various kinds, are inserted at each side of the cavity, just above the entry of the œsophagus. They run backwards towards the posterior part of the chamber, FIG. 1, *S*.

In carefully putting aside these plates by means of needles, a second cavity is seen, the entry into which is guarded by chitinous eminences bristling with teeth and hairs.

This posterior cavity is distinctly separated from the anterior one, ressembling what we find in the Decapoda. A narrow passage communicates between the two through which the food passes, FIG. 1, *Py*. We may mention here, that the separation is not so marked in the Edriophthalmia.

In opening carefully the posterior cavity, we encounter a pair of lateral plates concave in form, running from the floor of the cavity, and bridging over an unpaired median eminence.

The whole stomach cavity with the œsophagus is covered with a cuticle.

The plates are moved by appropriate muscles.

A pair of diverticula open into the posterior part of the second chamber, on its ventral surface. These are the common canals of the digestive glands, which have a bilateral symmetry, consisting of five pairs of tubes. The two upper tubes are short, the three lower are very long and occupy a large portion of the thoracic cavity, FIG. 1, *gl*.

The posterior cavity opens into the intestine, FIG. 1, *I*, which is a thin tube without convolutions. Leaving the stomach, it describes a curve, running down between the tubes of the digestive gland. Towards the extremity of the thorax it rises again and passes above the muscular masses of the pleon. In this region it is readily seen with the naked eye, near the external dorsal integument, as a dark line, when it is full of alimentary matter.

The intestine opens on the last segment of the body, below the telson. We refer the reader to FIG. 2, which is a diagram showing the divisions of the stomach, the relations between the five principal pieces and their situation in the two chambers, from the dorsal aspect.

AB marks the extent of the anterior chamber.

BC marks the extent of the posterior chamber.

S_1 the lateral paired plates of the anterior chamber.
S_2 the lateral paired plates of the posterior chamber.
S_3 the median unpaired eminence of the posterior chamber.
I the intestine leading from the posterior chamber.
gl the common canals of the digestive glands.

B. Study of microscopic sections.

Œsophagus.

The entrance into the stomach cavity is a passage running in an oblique direction forwards. It is divided into two regions, the mouth and œsophagus. The mouth is slit-like in form situated on the ventral surface, FIG. 3. The paired appendages (mandibule and maxillæ) are inserted on either side of the mouth, FIG. 6, *mx*.

The œsophagus is a short narrow tube opening into the ventral wall of the stomach cavity. The direction in which it runs is shown in FIG. 3, which is a vertical section through the median plane.

The lumen of the œsophagus is not cylindrical. It contains four ridges running throughout its length as seen in FIG. 5. These ridges are covered with a strong chitinous cuticle. Very fine hairs are seen covering the surface of the mouth and œsophagus, FIG. 3.

The œsophagus is provided with a series of circular muscle fibres. Other muscular systems, of greater strength, connect it with the external integument, FIG. 5, *md*.

Glandular masses are found lying close to the œsophagus of the same nature as those described as salivary in the Edriophthalmia. In FIG. 5 these masses are shown. We shall return to them again in the histological part.

Stomach.

Almost all the authors subdivide the stomach of the Crustacea into two portions : the cardiac or anterior cavity in the ventral surface of which the œsophagus opens, and the pyloric or posterior cavity.

Different functions are attributed to the cardiac chamber. On account of the complicated chitinous plates that it contains armed with teeth, hairs, spines or hooks, it is generally considered to have the role of masticating and preparing the ingested food before it undergoes the action of the secretions from the digestive glands.

The study of the posterior chamber has been very much neglected in all the groups. All investigators agree that this portion is extremely complicated and difficult to understand. They have attributed to it a function simply valvular or at the most that of a filter or sphincter. Professor IDE was the first to call in question the physiological role given to the pyloric chamber by the various investigators. Professor IDE treated only of the Amphipoda and Isopoda. In the Schizopoda the pyloric chamber is much more complicated, and we shall see that in the species that we have examined its chief fonction is to mix the secretions from the digestive glands with the food stuffs reduced to a very fine pulp in the cardiac chamber. It is true that the upper part of the pyloric chamber has a valvular fonction, as we shall see in our anatomical descriptions.

Cardiac chamber.

We have seen from our dissections that this portion of the stomach is a large cavity oval in form, occupying most of the cephalic region. It extends for some distance into the thorax, FIG. 3.

The entire cavity is covered with a chitinous cuticle which is raised into reliefs or plates in various places. These constitute the gastric mill. These plates are armed with teeth and hairs of various kinds.

We shall see that the cardiac chamber possesses three principal reliefs. *S*, are a pair of large lateral plates, *psm* the superior median piece is unpaired, FIG. 3.

We shall examine, by means of sections, each of these reliefs. To obtain a correct idea of these pieces it is necessary to examine their sections in different directions, vertical, transverse and horizontal.

FIG. 2, *S*, shows the lateral aspect of the great paired plates.

FIG. 11, 12, 13, 14 are horizontal sections at different levels through the two chambers of the stomach. It is important to bear in mind that the cuticle of the reliefs has become detached from the epithelial cells which support it, under the action of the fixing solutions. Yet, we are convinced that the separated cuticle is a faithful representation of the nature of these reliefs in the living animal. During life the empty space between the cuticle and the matrix was occupied by the epithelial cells.

We shall examine first the lateral plates, *S*, in the different figures which represent sections through these pieces.

In FIG. 11, which is a horizontal section through the dorsal part of the

stomach, we observe that the lateral plates, *S*, are projected into the cavity in such a manner as to form concave internal surfaces covered with fine hairs which take an oblique direction.

Their anterior borders are fringed with stiff spines.

The posterior borders bear a cluster of teeth, *t*.

The plates, *S*, terminate with the reliefs which bear the teeth; a band, *br*, formed by a slightly raised epithelium covered with a chitinous cuticle connects the plates with a ridge, S_1 *s*, which passes above the pyloric cavity.

At the level in which FIG. **11** has been taken, the plates are somewhat separated from one another.

A short distance in front of the plates a slight elevation of the cuticle is seen in this and the two following figures.

Where these eminences project into the cavity, the latter is somewhat contracted.

FIG. **12** is a section taken a little lower than the last.

Each plate almost occupies a half of the diameter of the cavity, and are consequently brought close to one another, their internal surfaces being almost horizontal. The hairs and spines preserve the some dispositions as in the last figure. The teeth are no longer seen, but in their place a range of long hairs are found which take an oblique direction.

The piece terminates at br_2 which is a short band connecting the piece *S*, with another ridge S_1 *i* which like the ridge S_1 *s* runs over the pyloric chamber.

In FIG. **13**, which is a section taken at a still lower level, the internal surfaces of the plates are slightly concave.

The two chambers of the stomach are no longer in communication.

Between the two a ridge, *c*, is seen covered with fine hairs.

The longitudinal aspect of this ridge is seen in FIG. **3**, *c*.

In FIG. **14** the lower borders of the plates are seen just above the œsophagus.

A pair of striated muscular bands connect them with the external lateral integument.

We pass now to the transverse sections.

FIG. **4** is a section passing through the plane indicated by the same number in FIG. **3**.

The internal faces of the plates are inserted at an angle of 45° with the median plane.

The lower borders are fringed with stiff hairs which take an oblique direction over the eminence *C. œs.* which is the anterior ridge of the œsophagus seen in lateral section in FIG. 3.

The upper borders of the plates are without the spines that we observed in the horizontal figures, for it is to be noticed that these spines are only found on the pointed extremities which project furthest into the cavity, cf. FIG. 3. The present section has been taken just behind the pointed extremities.

Bands of muscles surround the plates, passing below the ridge *c*. They are attached to the upper borders, *bs*, in an oblique direction, consequently in our figure only the transverse sections of these muscular bands are seen in *mc*.

FIG. 5 has a much different aspect.

It has been cut through the plane indicated by the same number in FIG. 3.

The internal surfaces of the plates is very irregular.

The upper surfaces are concave, the lower are thickly covered with long hairs which brush against the ridge *c* which in this region is pointed.

The lower surfaces of the plates form a pair of deep grooves with *c*.

Above the plates a pair of eminences are seen armed with powerful teeth indented on their upper edges like saws.

The animal possesses two pairs of such teeth.

FIG. 6 is a section through the plane indicated by the same number in FIG. 3 close to the entrance of the pyloric chamber.

The stomach cavity in this region is much reduced.

The pieces that it contains are thrown out prominently into the cavity, in close proximity to one another; at the same time the masticating apparatus of teeth and spines has become more powerful.

The upper borders of the plates are armed with a set of small teeth, *t*.

We have seen the position of these teeth in the horizontal section, FIG. 11.

The lower borders are fringed with hairs, which are much less numerous than in 4 and 5.

The groove formed by the lower borders of the plates with the ridge *c* still persists.

On the dorsal surface of the cavity a remarkable piece is seen in this region of the stomach, FIG. 6, *psm*.

In the present FIG. 6, it is formed of two prominent ridges armed with sharp spines reaching almost to the level of the teeth.

This piece becomes unpaired, a little further back, just above the entrance to the pyloric chamber and terminates in a tongue-shaped relief as seen in FIG. 7, covered with fine hairs.

From the lateral aspect, FIG. 3, it is seen to take an oblique direction towards the pyloric chamber.

The superior median piece is, therefore, in the form of a V.

This piece is the homologue of the median tooth of the Decapoda.

It is found in all the species of the Schizopoda that we have examined.

We are convinced that it plays an important role in the mechanism of the cardiac chamber.

Its position in the cavity, and the powerful spines which it bears, constitute a formidable trenchant weapon, preventing the entrance into the pyloric chamber of alimentary matter that has not yet been sufficiently masticated.

The fine hairs on the terminal portion no doubt act as a filter, FIG. 3, 7.

A pair of strong muscular bands are attached to the dorsal surface of the stomach cavity just behind the superior median piece.

Leaving the dorsal surface they diverge considerably, pass below and at each side of the heart in a curved line, and become attached to the dorsal cuticle of the thorax, FIG. 1, 3.

Curved muscular bands pass through the epithelium at each side of the superior median piece, FIG. 8, *m*.

This piece has been described by Professor IDE in *Idotea*.

It is not found in *Oniscus*, *Porcellio*, *Armadillo*, *Asellus*, *Anilocra*, *Gammarus*, *Ione*, *Gyge* and the *Bopyridæ*.

Pyloric chamber.

We must acknowledge that it is by no means easy to understand the passage between the two cavities of the stomach, much less the disposition and the relations between the pyloric pieces.

In a general way we may say that the posterior cavity of the stomach is divided into two distinct portions, an upper and a lower.

The upper is a cylindrical passage leading directly from the cardiac chamber to the intestine.

It is formed of chitinous folds inserted laterally, $S_1 s$, $S_1 i$, running over an under cavity which contains the pyloric pieces S_2, S_3.

The lower folds $S_2 i$ are capable of overlapping and in that case all communication between the upper passage and the cavity below is shut off. We may mention here an important difference between the Schizopoda and the Edriophthalmia. In the latter, corresponding folds are found, but much less developed than in the Schizopoda. They never overlap. Nevertheless, there is a tendancy, especially in *Gammarus*, towards the formation of a cylindrical passage.

With this general description of the posterior cavity of the stomach, we shall now examine the sections, FIG. 3, 7, 8, 9, 11 to 19.

FIG. 8 and 9 give a good idea of the connection between the pieces S_1 and the pieces of the pyloric cavity.

FIG. 8 is a section in the vertical plane including a portion of one of the pieces S_1.

The epithelial lower and upper borders are seen to converge at the entrance to the pylòric chamber, where they join the folds br_1, br_2, which are the connecting arms between S_1 and the folds $S_1 s$, $S_1 i$, FIG. 8, 9.

In FIG. 8 a muscular band is seen, *mc*, which is but one of several circular muscles which surround the passage between the two cavities of the stomach.

The lower arm br_2 is inserted in the form of an articulation behind the spur-like terminal portion of the ridge *c* which runs along the cardiac chamber between the plates *S*, FIG. 3, 9.

This free insertion enables all the pieces to move freely during the masticating process.

We have already seen the horizontal aspect of the arms and folds br_1, br_2, $S_1 s$, $S_1 i$ in FIG. 11, 12.

The arms br_1, br_2 and folds $S_1 s$, $S_1 i$ are thin chitinous folds formed by a raised epithelium, FIG. 7, 15.

The upper borders of the folds are fringed with sharp spines which meet in the median plane when the passage is closed, FIG. 7.

The lower borders, fringed also with spines, are capable of overlapping, FIG. 7, 12.

In FIG. 15, which is a transverse section through the pyloric chamber at the level indicated by the same number in FIG. 3, the folds have been withdrawn by the agency of muscles which surround the pyloric chamber inserting themselves in the epithelium at the level of the upper fold $S_2 s$.

These folds continue as far as the intestin; we shall see later how they terminate.

The lower cavity is of a very complicated structure, and very difficult to understand without following many sections in different directions. It contains the large unpaired piece S_3 which is seen in longitudinal aspect in FIG. 3.

Its base occupies all the floor of the cavity.

It rises gradually from the anterior ventral surface in a curved line.

Near its extremity it becomes slightly concave and terminates freely in a spin-like formation, FIG. 3, 16, 18.

Its upper border is fringed with sharp spines, reaching almost to the roof formed by the folds $S_1 i$.

A horizontal section through the piece S_3 is seen in FIG. 14.

The posterior surface is wide, and occupies almost the entire diameter of the cavity in front of the opening of the digestive glands in *gl*.

In FIG. 15 the piece S_3 is seen in transverse section in the form of a column rising from the floor of the cavity.

The summit is triangular shaped; the sides are covered with short fine hairs.

A bouquet of spines is seen on the upper border.

At its anterior end, where it rises from the floor of the chamber, the summit is concave, FIG. 7; in FIG. 15 it is a sharp ridge; near its terminal point it becomes concave again, FIG. 16, 18.

The epithelium of the inferior median piece S_3 has been very much contracted in our figures by the fixing solutions.

On the lateral faces of the piece S_3, FIG. 15, a transverse section of two grooves is seen on the right and the left, cf. FIG. 16, *gr*.

The lateral aspect of these grooves is shown in FIG. 9.

The upper grooves are separated from the lower by chitinous ridges bearing an immense number of sharp spines that lie close to one another like the teeth of a comb.

The borders of the lower grooves bear also lines of spines which are a little shorter than the upper spines.

FIG. 10 is the drawing from a dissected piece.

The ridges or borders of the grooves are seen running in curves along the side of the piece S_3, faced by the comb-like apparatus of spines.

At the posterior portion of the piece, FIG. 10, *post.*, the entrance to the grooves is seen as a hollowed out oval cavity, cf. FIG. 17, which is a transverse section through the entrance to the grooves.

These entrances are close to the entrances of the digestive glands.

In front they terminate blindly, FIG. 10, *ant.*, FIG. 14.

Our preparations show us that these grooves are generally filled with the secretions from the digestive glands.

The same dispositions are found in all the Schizopoda, except *Nyctiphanes.*

It is to be noticed that the spines terminate freely; the grooves are not intracuticular cavities.

Exactly the same disposition is found in *Gammarus.*

Professor IDE in describing them as intracuticular cavities, failed to observe the comb-like formation of the spines.

We may mention here, that in the shrimp there are ten pairs of these grooves in the inferior median piece.

The posterior face of the piece S_3 rises in a curved line, FIG. 3, covered with small spines directed vertically, FIG. 16, 18.

Opposite to the lateral faces of the median piece are the paired plates, S_2, FIG. 9, 13 to 17.

They are formed by elevations of the epithelium in this region, a short distance behind the anterior end of the cavity.

In horizontal sections they have a convex surface, FIG. 14.

In front and at each side of the anterior end of the cavity, the plates S_2 form with the base of the median piece S_3, two culs de sac, FIG. 14.

The convex surfaces of the plates S_2 are inserted in the concave lateral faces of the median piece S_3, FIG. 14.

In transverse sections the lateral plates S_2 are somewhat concave, FIG. 15, 17.

They rise above the level of the summit of the median piece where they terminate in the folds $S_1 i$.

Between the lateral plates and the piece S_3 two deep channels, or grooves, are thus formed, FIG. 15, 17.

The direction which they take is seen in FIG. 14; in front they terminate in the culs de sac that we have already pointed out; behind they form narrow passages at each side of the wide posterior surface of the piece S_3, in front of the opening of the digestive glands.

When mounted entire, the lateral pieces present a singular appearance.

Curved lines are seen running in an oblique direction along the length of the plates, not unlike the ridges of the grooves seen in the piece S_3, but in the paired plates they are much more numerous, FIG. **9**, *r*. Between the lines an infinite number of transverse striations are seen.

The longitudinal lines are found to be thickenings of the cuticle on the internal surfaces of the plates in the form of ribs, which carry an infinite number of fine hairs, FIG. **13**, **14**, **15**, **16**.

They are therefore comb-like formations.

It is to be noticed that they do not run parallel to the ridges of the grooves in the piece S_3.

The direction in which they run is seen in FIG. **9**, *r*, *gr*.

The pyloric chamber is remarkable, therefore, for the number of spines and hairs that it contains and for the comb-like formation on the surfaces of the plates S_2 and S_3.

Our dissections show that much food matter reduced to very fine particles is arrested by the hairs and spines in the cavity.

Union of the pyloric chamber with the intestine.

Not far from the intestine the upper portions of the lateral plates S_2, with the folds S_1s, S_1i, become detached from the walls of the cavity, and their free terminal portions much reduced in size, bridge over the posterior end of the cavity as far as the epithelium of the intestine, FIG. **12**, **13**, **17**, **19**, P_1l_1.

The free upper portions of the plates S_2, with the folds S_1i united in paired pieces are seen in FIG. **12**.

Their terminal borders, rounded off, are fringed with long spines.

It is, doubless, a filter apparatus to prevent the larger pieces of food that have not been thoroughly masticated from falling into the pyloric cavity behind the terminal surface of the piece S_3.

At the same time, the basal portions of the plates S_2 rise in an oblique direction and become a pair of thin chitinous plates, FIG. **16**, P_2l_2. At their base, they place themselves in front of the posterior surface of the piece S_3, being still attached to the body wall. Then they become free and project backwards with the upper pieces of S_2, P_1l_1, FIG. **19**.

In FIG. **16** which has been cut at an angle of 45° to the axis of the animal, these plates are shown facing the posterior surface of the piece S_3.

Their internal borders are armed with strong curved spines the points of which meet in the median line.

They reach the same level as the summit of the median piece S_3.

Fig. 19 shows very clearly the relations between the terminal pieces of the pyloric chamber.

At this level they are all detached from the wall of the cavity and the beginning of the epithelium of the intestine is seen.

Muscular system.

The mouth, œsophagus and stomach are furnished with muscular systems to enable them to carry out their various functions.

We have already observed that the œsophagus possesses a series of circular muscle fibres.

Other muscular bands of much greater strength connect the œsophagus with the external integument of the animal in various points.

A pair of such extrinsic muscles is seen in fig. 5, *md.*

The stomach is attached to the dorsal integument by strong bands of muscle which run from a slight depression behind the superior median piece. They run in the form of curves and are attached some distance back to the dorsal cuticle, fig. 3, *m.*

A pair of longitudinal muscles run through the superior median piece, fig. 6, 8.

It is but to be expected that the stomach pieces will necessarily be supplied with a complicated series of muscles, considering the various movements that they are called upon to perform.

The cardiac chamber possesses a system of muscle fibres which almost encircle it, running obliquely at the side of the plates S_1, and passing beneath the ridge *c*.

They are attached to the upper borders of the plates, fig. 4, 5, 6.

On account of the oblique direction which they take, our sections show only the transverse section of the muscle bands; they are seen lying close to one another.

The pyloric chamber possesses similar bands of circular muscles, fig. 15; those at the entrance to the pyloric chamber seem to be of greater strength, fig. 7, 8.

Other muscular systems connect the stomach pieces with the external integument.

In FIG. 14 the lower portions of the plates S_1, in the cardiac chamber are attached to the external integument laterally.

The median piece S_3 is moved chiefly by a pair of muscles which are inserted at the anterior basal extremity; leaving the point where they are attached they diverge considerably and run in an oblique direction to the external integument at each side of the œsophagus, FIG. 3, 7, 9, 14. It is to be noticed that the fibres pass between the cells which constitute the matrix of the cuticle and are attached to the cuticle itself, FIG. 7.

The pyloric chamber is attached to the dorsal integument by a pair of strong muscular bands, inserted at each side of its dorsal surface, at the level in which section 15 has been cut.

In the Schizopoda as in other Crustacea an internal skeleton is found, consisting of muscular fibres which have undergone a peculiar modification, and have become of a chitinous nature. A rigid system of bars is thus formed which serves as a point of attachment for various muscular systems.

A transverse section is seen in FIG. 6 through the principal bar of *Mysis*.

Numerous muscle bands are attached to its extremities.

In the same figure a pair of long muscular fibres are attached to the bar and to the dorsal surface.

We shall examine these muscles in detail in the histological chapter.

This chitinous bar runs a considerable distance beneath the pyloric chamber.

Its longitudinal aspect is shown in FIG. 3, *br. sk.*

In the *Mysis*, another system of internal skeleton is found behind the one that we have just described.

It is of the same constitution, but possesses a pair of internal cavities covered with a cuticle, FIG. 20, *br. sk.*

It serves for the attachment of a series of muscle bands on the ventral surface of the mouth, FIG. 20, *cl. v.*

Professor IDE has given a detailed description of the internal skeleton as it is found in the Edriophthalmia.

The mid-gut.

Without exact embryological details we cannot define the limits of this region. As far as we know, no certain data have been given by any author; VAN BENEDEN does not attempt the question.

Yet, we think that we may certainly include in the region of the mid-gut the following parts : the posterior portion of the pyloric chamber behind the median piece S_3 with the inferior lateral diverticula the cells of which are in continuity with the cells of the digestive glands, the digestive glands themselves, the dorsal diverticulum with a length of intestine of which we do not attempt to fix the limit.

The dorsal diverticulum.

The epithelium of the intestine where it joins the dorsal extremity of the pyloric chamber is drawn into a sac forming the dorsal diverticulum, FIG. 3, 11, *div*.

In our type it is unpaired; in some species, however, a pair of such sacs is found.

In *Macromysis flexuosa* it is slightly rolled back on itself like the finger of a glove.

Its rounded off summit points backwards towards the intestine.

In front, FIG. 3, of the diverticulum, a loose fold is seen which connects the columnar epithelium of the intestin with the epithelial walls of the stomach.

Regarded in transverse section, FIG. 19, the lumen of the diverticulum is crescent shaped; the lateral folds hang down like a hood at each side, they seem separated on account of the obliquity of the section.

The horizontal aspect of the sac with its overlapping folds is seen in FIG. 11.

The overlapping folds open laterally into the lumen of the intestine a little further back, FIG. 12, 13, cf. FIG. 30.

A similar production is found in *Gammarus* described as the «diverticule supérieur», by Professor IDE. In *Gammarus*, however, it is thrown forwards and reposes on the vault of the cavity like the finger of a glove.

From the nature of the epithelium, the author considers it to belong to the mid-gut.

Miss CUSSANS, also, places it in this region of the alimentary canal.

The dorsal diverticulum differs very much in its form in the various species of Schizopoda that we have examined, and constitutes a distinctive character in the determination of the species.

The glands.

Salivary glands of an acinous formation, lying in the walls of the œsophagus, have been described by various authors (HUET).

ROSENSTADT has found them to exist in all the Edriophthalmia.

Professor IDE is of the opinion that these glands do not open into the digestive canal, although they have probably physiological relations with the digestion.

In an earlier work the same author gives a cytological study of these formations that he calls cutaneous glands.

In *Mysis* they are situated in three different regions.

Large masses of them are found in the neighbourhood of the mouth and œsophagus, FIG. 5, *gs*.

They extend almost as far as the opening of the œsophagus in the ventral surface of the stomach.

They terminate just below the nerve cords through which the œsophagus passes.

They are found again, in small masses, lying externally at each side of the long muscles which run from the chitinous bar to the dorsal integument, FIG. 6, *gs*, and again in large masses situated at each side below the pyloric cavity.

A part of the mass lies close to the opening of the digestive gland into the pyloric cavity.

Below, they extend as far as the visceral ganglia of the nerve chain.

Above, they run along the visceral blood vessel immediately below the pyloric chamber.

These acinous glands are of very delicate construction and we have been unable to discover where they open into the digestive tract.

They are not found as acinous glands in *Gastrosaccus*, *Mysidopsis* and *Nyctiphanes*. In their place, very large cells are seen which probably have intra-cellular canals, but we cannot say whether they have any influence on the digestion.

Digestive glands or hepato-pancreas.

These glands form a secretion which passes into the pyloric chamber where it is mixed with the masticated food.

In all the species of the Schizopoda that we have examined, these glands are found to be enormously developed, FIG. 1, *gl*.

In our type they consist of ten tubes, or a pair of five tubes which unite to form a common canal which opens at each side of the ventral posterior surface of the pyloric chamber, FIG. **14**, **19**, *gl.*

Their mass occupies a great part of the thorax of the animal.

The tubes run above and below the intestine in parallel lines, FIG. **1**.

Three of the tubes run in pairs above the intestine; one pair runs at the side and another ventrally below the intestine.

The upper tubes ascend vertically from the common canal; passing in a slightly oblique direction above the sexual glands at each side of the dorsal vessel, they terminate at the beginning of the pericardium.

The second pair rise also a short distance vertically, then run obliquely on a level with the sexual glands, FIG. **1**, **11**, **12**.

The third pair are situated just above the intestine, beneath the sexual glands, the two tubes lying side by side.

The third pair of dorsal tubes are very much longer than the other dorsal tubes, running almost as far as the borders of the carapace.

The fourth pair run at each side of the intestine but are shorter than the third pair.

The fifth or ventral pair descend from the common canal and place themselves side by side below the intestine; they almost touch the nerve cord on their ventral surface.

The ventral pair are the longest, and terminate at the seventh pereiopoda.

The secretion from the digestive glands, arriving at the pyloric chamber of the stomach by their common ducts can enter the intestine by ascending behind the posterior surface of the median piece S_3, or they can accumulate, doubtless, in the inferior lateral pockets.

These pockets are short paired coeca, extending a short distance beneath and at each side of the pyloric chamber, FIG. **14**, **17**, *p. l. i.*

Their opening lies quite close to the entrance of the digestive glands.

Our preparations, however, prove that the secretions from the digestive glands run especially in the grooves that are found on the lateral faces of the median piece S_3, *gr*.

FREY had only seen eight tubes in the digestive gland.

The tubes are encircled with very fine striated muscular bands, separated by short distances from one another.

They are somewhat difficult to find; they have, however, been seen by FREY and are mentioned in BRONN's Klassen.

The long tubes of the digestive gland contain two different kinds of cells, FIG. 45, 46.

If one of the long tubes be sectioned transversely, either the third dorsal or ventral, at some distance from the common duct, besides the ordinary secreting cells a very singular glandular ridge is observed in the lumen of the tube, which as far as we know, has not yet been seen or at least described by any previous author, FIG. 45, 46.

It consists of a semi-circular mass of elongated cells, in a transverse section. Regarded in a horizontal section, it is seen to run as an irregular ridge standing out prominently in the lumen of the tube, FIG. 46.

The cells of this strange formation undergo a process of vacuolisation leaving a scaffolding of cell membranes which support a roof-like cuticle, FIG. 45, 50.

In the horizontal section it will be seen that at the extremity nearest to the opening of the digestive glands into the stomach, the vacuolisation is complete, FIG. 46.

There is always found, however, at the basal part of the cell membranes a small amount of protoplasm with a small nucleus.

In a transverse section this ridge has a fan-like appearance, FIG. 45.

We shall give a detailed description of this glandular ridge in our histological chapter; here we shall only indicate where it is found.

In following a series of transverse sections through one of the long tubes, beginning at their extremity, after a short distance we encounter a small semi-circular mass of cells somewhat longer than the others and with a slight different nucleus.

They are closely packed side by side.

As we advance towards the stomach they gradually increase in length till at a certain point they decrease again, FIG. 46.

The progress of the process of vacuolisation advances as we near the stomach, FIG. 46.

It first makes its appearance near the extremity of the tubes just beneath the membrane of the cells.

This glandular ridge is found only in the pairs of long tubes in *Macromysis flexuosa*.

The shorter tubes contain only the ordinary secreting cells, FIG. 49.

In our type there is only one glandular ridge in each tube, and they are placed back to back so that a transverse section of the pair of tubes gives the two glandular ridges a butterfly appearance.

Glandular ridges are found in all the Schizopoda that we have examined, *except Nyctiphanes*. and we have already observed that there is a tendency to place the family Euphausiidæ with the Decapoda.

This formation seems therefore characteristic of the Schizopoda.

We are not aware that any similar formation has been observed in other groups of Crustacea.

In the other species, however, the disposition and number of these ridges is slightly different, FIG. 47.

In some species there are more than one in each tube; we shall point out the differences in treating of the other species.

FREY [1] imagined that he had found two kinds of cells in *Macromysis flexuosa*, but from his description he could not have seen the above formations of elongated cells.

« Memoratu dignum est », he says, « in nostro quoque animalculo ut in Decapodibus duo cellarum genera inveniri, inter quæ rarissimæ tantum transitus observatur. Unum genus, nucleo granuloso instructum e cellulis constat quæ materiam adiposam sub guttularum forma continet. Alterum, quod multo quidem rarius invenitur nucleo lævi et tenerrimo proditum, sparsim inter cellulas supra commemoratas percipitur. »

The first cells, of which he speaks, are those which are in full progress of secreting, containing large vesicules of proteid matter which when seen for the first time have a striking ressemblance to granular nuclei, FIG. 45 and 49.

The intestine.

The intestine in the Schizopoda is very thin, and without convolutions. Leaving the pyloric chamber it gradually descends in the thorax in a curved line beneath the sexual glands and the three pairs of dorsal tubes of the digestive gland, FIG. 1.

Not far from the extremity of the thorax it gradually rises again in a curved line, and runs above the muscular masses of the pleon, close to the dorsal integument, in a straight line as far as the anus on the ventral surface of the telson.

The epithelium of the intestine is covered by a thin chitinous mem-

---

[1] FREY : Loco citato.

brane beginning at the stomach and extending a certain distance in the thoracic part.

The walls of the intestine are very contractile; in the living animal the peristaltic movements are easily seen.

Its walls are transparent, and in the region of the pleon where as we have already observed, the intestine runs close to the dorsal integument, the fecal matters are visible to the naked eye.

At the terminal portion not far from the anus, the intestine increases in width, FIG. **22**; at the same time, its epithelial cells become elongated, FIG. **22**, **23**.

At its greatest diameter, the columnar epithelium ceases and gives place to a loose epithelium formed of a mass of small cells which continue as far as the anus, FIG. **22**.

In transverse section the lumen of the tube close to the anus is no longer cylindrical but of an irregular disposition formed by two large ridges on the dorsal and ventral surfaces and a pair of lateral folds, FIG. **24**.

The surface of this loose tissue is protected by a very thin chitinous cuticle.

The terminal portion of the intestine possesses numerous circular muscle bands running in an oblique direction round the tube, FIG. **22**, *m. c.* It is connected with the external integument by numerous bands of striated muscle, FIG. **22** and **24**, *m.*

The folds therefore in this region have a valvular function, the powerful muscles enabling the animal to open or to close the end of the intestine at will.

The anus is in the form of a slit, FIG. **25**.

A tongue shaped fold is seen attached to its dorsal surface between two lateral folds.

According to VAN BENEDEN, the wide terminal portion of the intestine draws in water from the exterior and seems to be of the same disposition as that of the cray-fish.

In some Crustacea the anus is known to contract and expand alternatively, but in the *Mysis* we have no reason whatever for supposing that this contraction and expansion has a respiratory function.

2. Other species.

The other species of Schizopoda that we have studied possess the same general structure in their digestive system as the *Macromysis flexuosa*. They possess all the typical pieces of the stomach; their digestive glands and intestine are constructed upon the same type, exception, however, must be made for *Nyctiphanes*.

The greatest structural differences, amongst the Mysidæ, are to be found in *Macropsis*. In the case of the other Mysidæ it will only be necessary to point out slight variations.

More important differences of detail are found in *Anchialus*, *Siriella* and *Nyctiphanes*.

Macropsis Slabberi.

A vertical section through the median plane of this animal is shown in FIG. 26.

It will be noticed at once that the passage into the stomach from the exterior is very much longer than in our type, cf. FIG. 1.

The buccal cavity is of great size; the œsophagus runs vertically into the ventral surface of the cardiac cavity.

On the other hand the cardiac cavity is very much reduced.

There is no anterior invagination into the cephalic region.

It is in the form of a tube, with a lumen a little more than twice the width of the œsophagus, FIG. 26, 27.

It possesses, however, the typical lateral pieces S_1, with the ridge *c*.

The pieces S_1 are of a much simpler constitution than the corresponding ones of the other Mysidæ, FIG. 27.

Their direction in the cardiac chamber is shown in the pointed lines, FIG. 26, S_1.

The pieces S_1 stand out as prominent reliefs in the cavity with their internal surfaces armed with strong spines curved upwards, FIG. 27.

The *Macropsis* possesses neither teeth nor hooks.

The feeble development of the masticating apparatus of the cardiac chamber, seems to be compensated by the large buccal orifice with its correspondingly powerful paired appendages and long œsophagus. An important structural difference is to be observed in the absence of the arms br_1 br_2 connecting the paired plates S_1 with the pyloric folds S_1s S_1i; there is

consequently no insertion of the arms br_2 in the hinder part of the ridge *c*, FIG. **26**, cf. FIG. **3**.

This ridge is rounded off at its posterior end and does not terminate in a pointed extremity.

The separation between the two chambers of the stomach, is therefore much less marked in this species.

The superior median piece is of the same form as in our type. Whilst the cardiac chamber is only slightly developed, the pyloric chamber, on the other hand, is very voluminous in this species and attains a much greater development than in all the other Schizopoda, cf. FIG. **26** and **3**.

The median piece S_3 is depressed in the cavity, FIG. **26**, **28**.

The folds S_1s, S_1i do not meet in the median line; there is no overlapping of the lower folds S_1i, FIG. **28**, **29**.

This disposition in *Macropsis* ressembles that of the corresponding pieces in the Edriophtalmia.

The borders of the upper folds S_1s are fringed with short spines; the lower with long hairs which, however, do not meet in the median line, FIG. **28**.

The concave surfaces between the folds are covered with fine hairs.

We saw that the superior border of the unpaired piece S_3 in our type carried a bouquet of stiff spines, FIG. **15**, whilst the inclined surfaces above the lateral grooves were covered with fine hairs; in *Macropsis*, on the other hand, there are no spines on the piece S_3, but all the surface above the grooves bears longer hairs than those found in *Macromysis flexuosa* and are at some distance apart, FIG. **28**, **29**.

The median piece S_3 possesses two pairs of lateral grooves with the comb-like formations of the same nature as we saw in our type.

An important structural difference is seen in the paired lateral plates S_2.

There are no ribs fringed with spines running in curved lines along their internal surfaces; instead, we find in *Macropsis* two pairs of grooves, with the comb-like spine formations, FIG. **28**, cf. FIG. **15**.

The grooves, however, are much smaller than those of the piece S_3.

The concave surfaces above the grooves, as far as the folds S_1i are covered with hairs of the same kind and length as those found on the upper surface of the piece S_3 and on the concave surfaces between the superior folds, FIG. **28**, **29**.

The lower surfaces of the plates S_2 below the grooves are covered with

an infinity of very fine hairs, closely packed together and pointed in an oblique direction upwards, FIG. 28.

At the posterior end of the cavity the grooves in the plates S_2 are no longer seen, FIG. 29.

In this region which is close to the opening of the digestive glands, the lower portions of the plates S_2 are turned in at an angle to meet the convex corners of the median piece S_3 just above the hollowed out entrance to the grooves of S_3, FIG. 29.

The small hairs upon the lower surfaces of the plates S_2 brush against the angular corners of the median piece, so that no food matter can fall into the passages below, which are the channels by which the secretions from the glands enter into the lateral grooves of the piece S_3.

Our preparations show that much alimentary matter is accumulated, in this region of the pyloric cavity above the lower passages.

Two dorsal diverticula are found in *Macropsis* lying side by side above the posterior end of the pyloric chamber, FIG. 26, 30.

Their rounded off summits project towards the cardiac chamber. They open laterally at the beginning of the intestine where the pieces S_3 and P_2l_2 terminate.

The digestive glands have the same structural plan as that of our type; the ordinary secreting cells are, however, much longer in places than those of *Macromysis flexuosa*, forming eminences in the lumen of the tube, FIG. 47.

The glandular ridges that we observed in our type are found in the corresponding pairs of tubes, the third dorsal and the ventral pairs. In *Macropsis*, however, more than one is generally found in the same tube, and they are of a somewhat different aspect.

The cells in these formations do not stand out prominently in the tube; there is the same process of vacuolisation with the formation of a thick cuticle and the debris of cell membranes.

The distinctive differences of structure in *Schistomysis ornata*, *Mysis vulgaris*, *Schistomysis spiritus*, *Gastrosaccus spinifer*, and *Mysidopsis* are in the disposition of the dorsal diverticula and the glandular formations of the digestive gland.

These differences are compared in the following table :

DORSAL DIVERTICULA

1. *Schistomysis ornata.* Unpaired; heliciform; summit directed towards intestine, FIG. **32.**
2. *Mysis vulgaris.* Unpaired; like *Macromysis flexuosa.*
3. *Schistomysis spiritus.* Unpaired; summit pointed; slightly directed towards intestine.
4. *Gastrosaccus spinifer.* Paired; tubes lie close together; summit directed towards stomach, FIG. **31.**
5. *Mysidopsis gibbosa.* Unpaired; feeble devellopment; summit directed towards stomach.

DIGESTIVE GLANDS.

1. *Schistomysis ornata.* Same as in *Macromysis flexuosa.*
2. *Mysis vulgaris.* More than one glandular ridge in each of the long pairs of tubes.
3. *Schistomysis spiritus.* Same as in *Macromysis flexuosa*; ordinary secreting cells are very large in all the tubes.
4. *Gastrosaccus spinifer.* Glandular ridges of feeble development in each of the five pairs of tubes; more than one in each tube; ordinary secreting cells very large.
5. *Mysidopsis gibbosa.* More than one glandular ridge in each of the long pairs of tubes.

All the above mentioned species have two pairs of lateral grooves in the median piece S_3 except *Gastrosaccus spinifer* which, with *Anchialus* and *Siriella*, possesses three pairs.

We have not found any structural difference between the anatomy of *Mysis kervillei* and that of *Schistomysis ornata;* the dorsal diverticulum so distinctive in the other species is in both of them of exactly the same shape and structure.

Anchialus agilis.

The œsophagus in this species is comparatively longer than that of our type; the stomach, on the other hand, is considerably reduced, FIG. 3, 33. The cardiac chamber is of an oval shape, its anterior wall slightly invaginated in the cephalic part lies against the cephalic ganglia. A short epithelial fold runs for some distance transversly along the dorsal surface of the cavity.

This fold is seen in vertical section in FIG. 33, *fl.*

The lateral plates S_1 are of the same nature and disposition as those of our type, FIG. **34.**

The ridge *c* is large and cone-shaped.

In comparing the vertical section of *Anchialus* with that of our type,

it will be noticed that the anterior borders of the plates *S*, in *Anchialus*, are inserted at some distance in front of the opening of the œsophagus, so that food entering the stomach from the œsophagus must pass immediately between the plates, whilst in our type the anterior borders of the plates do not pass beyond the opening of the œsophagus, cf. FIG. 3, 33.

The surfaces of the plates are covered with stiff hairs; the lower borders carry a row of spines longer than the corresponding ones in our type which brush against the summit of the ridge *c*, FIG. 34, *b. i.*

The grooves between the lower surfaces of the plates and the ridge are much smaller in *Anchialus*.

The connection between the plates and the folds S_1s, S_1i is of the disposition as in *Macropsis*.

The arms br_2 are absent, there is, consequently, no insertion in the hinder part of the terminal end of *c*; the folds pass without any bend directly from the plates *S*, above the ridge, FIG. 33.

The unpaired median piece S_3 is of the same structure as that of our type, terminating in a spur-like formation; it possesses, however, three pairs of lateral grooves, FIG. 33.

It is less massive than the corresponding piece in the Mysidæ.

The dorsal diverticulum is unpaired, and possesses a wide lumen; its summit is directed forwards, FIG. 33.

The cardiac and pyloric cavities do not possess any special details which are wanting in the Mysidæ, except the existence of the fold in the anterior region of the cardiac cavity.

An interesting difference is seen in the digestive glands of *Anchialus*, which is found also in *Siriella*; the first pair of dorsal tubes run forward a considerable distance above the pyloric and cardiac chambers, FIG. 34, *gl.*

They terminate at the same level as the œsophagus above the vault of the cardiac chamber.

The third dorsal, the lateral and the ventral tubes possess each several of the glandular ridges.

Siriella.

The œsophagus is long, running forward obliquely as in our type, FIG. 35.

The front part of the dorsal wall of the cardiac chamber possesses a small pocket formed by a pair of folds, FIG. **35**, *p*.

These folds formed of a double layer of cells extend some distance in the cavity.

In FIG. **36** they are seen attached to the ventral wall of the cavity.

At the anterior end, however, they lie close together constituting a maze-like formation which is difficult to follow terminating at the small pocket. A vertical section through the terminal portion of the folds is seen in FIG. **35**.

Occasionally the interior of the folds are much distended with blood plasma.

The cavity of the cardiac chamber is more elongated in the vertical direction than in our type, FIG. **37**, **38**, **39**, **40**.

The plates S_1 are attached vertically.

The saw-like teeth of our type, FIG. **5**, *t*, are not found in *Siriella*.

The corresponding teeth are in the form of hooks, FIG. **38**, *t*.

Strong teeth similar to those in FIG. **6** are found in the corresponding situation in *Siriella*, FIG. **39**.

The ridge *c* terminates in a point behind which are inserted the connecting folds, br_2, FIG. **35**.

The median piece S_3 possesses three pairs of lateral grooves, FIG. **40**.

The stiff spines on the ridge of S_3 are wanting; in their place a row of plumose hairs are found.

As we have already observed, the first pair of dorsal tubes of the digestive gland are projected forwards above the cardiac cavity, FIG. **36**, *gl*.

The dorsal diverticulum is only slightly developed and is unpaired.

The intestine is much wider than in our type; in FIG. **35** the chitinous cuticle has been detached by the fixing solutions.

In the neighbourhood of the stomach in *Siriella* numerous blood lacunes are found, FIG. **37**, **38**, **39**, **40**, *bl*.

From the descriptions we have given of the last two species, it would seem that they are closely allied, for in both the cardiac chamber possesses folds, both have the remarkable disposition of the first dorsal tubes of the digestive gland, and both possess three pairs of grooves in the median piece S_3.

Several of the glandular ridges are found in each of the long tubes of the digestive gland, FIG. **48**.

Nyctiphanes couchii.

None of the typical pieces of our type are wanting in this species, although considerable variations of structure are found.

The cardiac chamber with the lateral pieces *S*, are considerably elongated in the horizontal direction, FIG. **41**.

The plates S_1 are very rich in sharp spines; they carry teeth but he saw-like teeth are wanting.

What is especially remarkable in this species in the great development of the longitudinal ridge *c*, FIG. **41**, **42**.

The terminal portion assumes a great development, becoming free and projecting as an independant piece over the anterior end of the pyloric chamber, where it no doubt plays an important part in the masticating apparatus of the stomach, FIG. **41**, **42**, *c*.

In the cardiac chamber the summit of the ridge is covered with hairs; at the terminal end these hairs in the median line are no longer seen; at each side of the upper surface of the free ridge long hairs are inserted, directed obliquely towards the intestine, FIG. **42**.

The ordinary lateral grooves are found at each side of the ridge in the cardiac chamber and the typical line of hairs which are carried by the lower borders of the plates *S*, seem especially in this species to have the function of a filter or sieve through which fine particles of food pass into the lateral grooves and are carried forward towards the pyloric chamber. The lateral plates S_1 are attached to the external integument by sets of very strong muscle bands.

In *Nyctiphanes* the **V**-shaped superior median piece *p. s. m.* is not found.

It is represented by a pair of lateral cuticular reliefs bearing very fine hairs, FIG. **42**, *p. s. m.*

When the terminal portion of the ridge *c* becomes free it assumes a blade-like form with convex upper and lower surfaces, FIG. **42**, *c*.

It is inserted exactly between the lateral pieces, S_1 and br_2.

The upper fold br_1 is not found, the upper surface of the lateral plates S_1, still armed with spines being carried on over the anterior portion of the pyloric chamber till it joins the folds S_1s, FIG. **41**, **42**.

The two chambers of the stomach in this region are separated from one another by the blade-like continuation of the ridge *c*.

It is to be noticed that the chitinous cuticle upon the upper surfaces of the folds br_2 is of considerable thickness where it encounters the under surfaces of the piece *c*, FIG. **42**, *cl*.

In this detail it ressembles a similar disposition found between the pieces of the same side in the Edriophthalmia called « plaques broyeuses ». The under surfaces of the piece *c*, however, are covered with a cuticle that is remarkably delicate.

The pyloric cavity differs considerably from our type.

Although all the pieces are found S_2, S_3, S_1s, S_1i in their relative positions, the lateral plates S_2 and the median piece S_3 are without hairs and spines; a few spines being found only upon the terminal point of the piece S_3, FIG. **41**, **42**.

There are no lateral grooves in the piece S_3.

At the posterior part of the chamber, the cuticle upon the lateral plates becomes considerably thicker but only upon a very small surface where the lateral plates are in contact with the median piece S_3.

The inferior prolongations of the lateral plates P_2l_2 carry the typical spines upon their borders, cf. FIG. **16**, **19**, and what is very remarkable, extend into the intestine for a considerable distance in the form of blades becoming gradually finer till they terminate in sharp points. They carry the spines upon their borders along their entire distance.

In *Nyctiphanes*, therefore, the process of tearing and cutting the food, or at least of mixing the food stuffs perhaps with the digestive ferments, seems to be continued in the intestine itself. This may correspond with a difference in the nature of the food of this more pelagic form.

The posterior part of the pyloric chamber in which the digestive glands open is very large, and contains a small median piece similar to what is found in *Gammarus*, FIG. **41**, *x*.

Miss CUSSANS has described this formation in *Gammarus* as a pair of setigerous plates of cuticle at the origin of the digestive glands.

In our species this piece is unpaired.

A pair of dorsal diverticula are found, their summits pointed towards the stomach.

They are glandular and excrete small round globules of a fat-like nature which fall into the pyloric cavity behind the piece S_3. Our preparations show that almost all the pyloric chamber is filled with alimentary matter very finely divided, especially at the anterior end beneath the plate *c*.

The extremity of the intestine is glandular; small round globules similar to those of the diverticula, are excreted from the walls in large quantities.

The anus possesses the same valvular folds as our type, and is furnished with powerful muscles.

The digestive glands of this species are of a quite different structure, being formed of a large number of small glandular tubes and do not possess the glandular ridges of the typical Schizopoda.

Chapter II.

HISTOLOGY.

Stomodæal part.

The epithelium of the œsophagus and of the stomach is formed of very small cells tightly packed together.

These compact masses constitute the different reliefs.

The protoplasm of these cells is of a filamentous nature, but only slightly developed.

The nucleus is deeply stained by the basic dyes.

The epithelial cells are covered with a thin cuticle in the œsophagus, which is thicker on the great reliefs of the stomach cavity.

In the layer of epithelial cells which constitute the matrix that portion of the cells which is on the side of the digestive cavity possesses a protoplasm which is coloured by blue carmine.

This colour becomes gradually feebler the nearer it approaches to the lumen of the cavity.

The cuticle is slightly coloured on the surface next to the matrix, and also on the inner surface which is the limit of the digestive canal.

The inner surface carries either hairs, teeth or hooks.

Outside the epithelial cells is the layer of circular muscles.

Outside these, in the œsophagus, are the longitudinal muscles.

It is worthy of remark that in the Edriophthalmia the *circular* muscles are situated *outside* of the longitudinal bands.

Other bands of muscle run at various angles from the cuticle of the œsophagus to the external integument of the animal.

Tendons and internal skeleton.

The Schizopoda are very rich in muscles that have undergone a chemical modification and have become of a chitinous nature.

In this way an internal rigid skeleton is formed to which are attached various muscular bands.

We have already pointed out in our anatomical descriptions the regions where these chitinous bars are found, FIG. **3**, **6**, **20**, **33**. **35**, *br. sk.*

In our preparations that have been coloured with blue carmine and picric acid the different degrees of transformation into chitinous substance are very readily distinguised; the chitinous parts are of a brownish colour; the parts that are still muscular are a deep green.

Between these extremes all the different shades are found.

This process is shown in FIG. **43**, which is a vertical section through a band of muscular fibres that are undergoing a transformation into chitinous substance.

The transverse striations are very marked in *m*, but as the fibres approach the external cuticle *cl*, the transverse striations gradually disappear *A*, whilst the longitudinal fibrils become more marked forming tendons where they join the external cuticle, *td.*

A portion of the myosarc is shown *m. sc.* containing large nuclei.

Such is the origin of tendons, apodemes and of the internal chitinous skeleton (1).

Proctodæal part.

The epithelium of the intestine is formed of a simple layer of columnar cells lined by a thin cuticle at the anterior part of this region, FIG. **21**.

The protoplasm is filamentous; the nuclei large.

Outside the epithelial cells are the longitudinal muscle fibres *m. l.*, these are surrounded by the circular bands which are of greater strength, situated at a short distance from one another.

(1) See IDE : Loc. cit.

We have not been able to distinguish the striations in these muscles.

FREY [1], who had seen the two kinds had not observed any striations.

Surrounding the muscular layer, is the serous membrane, the propria of LEYDIG, *Ly*, FIG. **21**.

The epithelium of the intestine forms a diverticulum at the posterior part of the pyloric cavity, the dorsal diverticulum, FIG. **32**.

The epithelial cells of the diverticulum are columnar.

They are very much longer and more voluminous than the epithelial cells of the intestine.

Their nucleus is situated at the base of the cell.

The protoplasm of the cells is composed of filaments and is slightly granular.

The cells possess a striated plateau.

At the terminal region of the intestine the epithelial cells become elongated, FIG. **22**, **23**.

They are without a chitinous cuticle in this region.

We have already observed that there is a change of epithelium at the extremity of the intestine which is developed into valvular folds, FIG. **24**.

It is composed of a loose tissue and ressembles what is described in the insects as « fatty tissue ».

In *Nyctiphanes* this tissue is found to excrete small fat-like globules.

Salivary glands.

These glands are composed of a large number of small spherical bodies.

If the section passes through the centre of one of these bodies, they are found to be formed of several conic cells with a segment of a sphere for base, FIG. **5**, **44**.

The summits almost meet in the centre of the sphere leaving only a very small space.

At the summits of each cell small lines are seen coloured black with the hæmatoxylin of HEIDENHAIN, which gives a radiated aspect at the centre of the sphere.

The protoplasm of the cells is granular and contains a large number of small vacuoles.

The nuclei of the cells are granular and is situated at the base.

[1] FREY : Loco citato.

In our section a small canal is seen leaving the centre of the sphere.

The spherical bodies are surrounded by the propria of LEYDIG, the nuclei of which have a flattened aspect.

Digestive glands.

The ordinary secreting cells are conical, FIG. **45**.

The larger cells are distended by large vacuoles and project a considerable distance into the lumen, their contents are emptied into the lumen of the tube by the bursting of the cells.

The cells present considerable differences in size; the smaller cells are closely packed together by the increase in size of the cells that are about to excrete.

The cells have a very fine protoplasmic network, that is easily seen when coloured by the hæmatoxylin of HEIDENHAIN, FIG. **45**, **46**, **49**.

The protoplasm contains small vacuoles in the part of the cell that is above the nucleus.

The nucleus is situated near the base of the cells.

The chromosomes are very deeply coloured by the basic dyes.

The cells possess a plateau of considerable thickness with vertical striations, FIG. **49**, and of a chitinous nature.

In each tube several large cells are seen containing large vacuoles surrounded by a very thin membrane, FIG. **45**. **49**, *vc*.

Near these vacuoles and sometimes in their interior a granular mass is often found which is very deeply coloured by the hæmatoxylin of HEIDENHAIN.

These granular masses are composed of proteid matter.

Very often near the large vacuoles, smaller ones are found containing isolated granules of the same nature, FIG. **49**.

The vacuoles are emptied by a breaking of the cell membrane, when the tension of the secreted matter becomes too great.

The cell then appears as a shrunken mass, FIG. **46**.

The ordinary secreting cells of *Siriella* are of a somewhat different aspect. They are columnar and disposed in masses of different size, FIG. **48**, **51**.

The smaller cells are found at the extremities of these masses; the larger at the centre.

Amongst the latter there are one or two in each preparation considerably developed and projecting into the lumen of the tube, FIG. **51**.

The internal extremity has lost its cylindrical form and has a rounded-off aspect.

The nuclei of these cells instead of being situated towards the base of the cells, have taken up their position in the raised portion.

The protoplasm of the ordinary cells has a filamentous aspect very clearly marked.

In the projecting cell the protoplasm has a filamentous aspect and is clearer in the external portion; it is granular, on the contrary, and dark in the internal portion.

The nuclei of the projecting cells are a little larger and seem to be richer in chromatin than the others. The cells are covered by a thin membran. They are eventually cast off into the lumen of the tube as globular bodies containing the nucleus.

The tubes of the digestive glands possess a serous membrane, the propria of LEYDIG.

Glandular ridges in the tubes of the digestive gland.

They consist of a simple layer of columnar cells, FIG. **45**, **46**, **48**, **50**.

This curious formation makes its appearance in the terminal portion of the tubes.

We have already indicated where they are found.

If we section one of the long tubes at the extremity, certain cells become differenciated and become gradually longer, as we follow the section forwards, forming a semi-circular mass; the smaller cells being found at the extremities, the larger at the centre of the mass, FIG. **45**, **46**, *fg*.

The horizontal aspect of these masses shows that their contour has often an undulated appearance, caused by variations in the length of the component cells, FIG. **46**.

The protoplasm of the cells appears to be composed of fibrils, FIG. **50**.

The nuclei are very large and elongated, formed of small chromosomes which stain very deeply with the basic dyes.

The nuclei are found close to the superficial portion of the cells at the beginning of the formation of the vacuoles.

The vacuolisation becomes more complete as we advance towards the

stomach; the cell membranes and a few fibrils are left remaining attached to the inner membrane.

The superficial portion of these bodies is formed of a plateau somewhat thick; this is covered by a cuticle with vertical striations and very thin. The cuticle is of a chitinous nature, FIG. 45, 50.

The cuticle seems to be of the same nature as that which covers the ordinary secreting cells of the digestive gland, FIG. 49.

The striated plateau, below the cuticle, is composed of protoplasmic fibrils of the superior portions of the cells.

This differenciation of the protoplasm takes place before the first vacuoles are formed.

The plateau takes the Congo red stain very well.

It is to this plateau that the cell membranes are attached when the protoplasm is transformed.

Beneath the plateau, surrounding the terminal portions of the cell membranes numerous fibrils are seen, FIG. 45, 50.

It will be seen in our drawings that the nuclei lie close to the convex surface of the protoplasm which marks the limit of the vacuoles.

The nuclei become gradually smaller as the vacuoles descend in the cells. When the vacuolisation has been completed there is found a row of nuclei very much reduced in size, lying against the external membrane of the tube, FIG. 46. There remains, however, in all the cells a very small amount of protoplasm at the base attached to the debris of nuclei and to the base of the membranes. The contents of the cells are cast into the lumen of the tube by a splitting of the plateau and cuticle.

The bursting of the cells is generally seen when the whole of the cell has been transformed in the region nearest to the stomach.

We are not aware that any formations similar to these ridges have been seen in other Crustacea.

REMARKS AND CONCLUSIONS.

Our anatomical descriptions show that all the species of Schizopoda that we have examined, except *Nyctiphanes*, possess a great similarity of structure in their digestive system.

In *Macropsis* the great development of the mouth and of the œsophagus seems to have reacted upon the cardiac chamber and reduced its importance as a masticating cavity, for it is much less developed than in the other species and is without teeth.

In all the species the typical pieces are found, S_1, S_2, S_3; the latter possessing lateral grooves in all the species except in *Nyctiphanes*.

In all the species the median superior piece *p. s. m.* is found, though reduced in *Nyctiphanes*.

All the species are rich in teeth, except *Macropsis;* spines and hairs are found in great numbers upon the various pieces.

There is always a passage from the cardiac chamber above the cavity containing the pyloric pieces; the chambers are distinctly separated from one another.

In all cases the dorsal diverticulum is found, although it varies considerably in form in the different species.

All the species have the singular glandular formations in the tubes of the digestive glands, except *Nyctiphanes;* they seem to be characteristic of the typical Schizopoda.

Mysis kervillei, as far as the internal structure of the digestive organs is concerned, seems to be only a variety of *Schistomysis ornata*.

Anchialus and *Siriella* seem to be species closely allied to one another.

We have seen that *Nyctiphanes* has a digestive system of a different structural plan to that of the Schizopoda; the digestive gland of this species belongs to the decapod type.

In a recent work on the colour-physiology of the higher Crustacea, M. Keeble and Dr Gamble (1) have observed that whereas till now the

(1) Keeble & Gamble : Loco citato.

Euphausiidæ have been generally considered as closely allied to the ancestral form from which both the Decapoda and the Mysidæ have been developed, their research on the chromatophores are in favour of including the Euphausiidæ among the Decapoda.

These authors tell us that Dr HANSEN of Hamburg has arrived at the same conclusion from the study of their appendages.

Comparison between the stomach pieces of the Schizopoda and those of the Decapoda and Edriophthalmia.

So far we have been occupied simply with anatomical descriptions. It remains for us to compare our research on the stomach pieces of the Schizopoda, with those of the Decapoda and Edriophthalmia.

The research of Professor IDE led him to the general conclusion that the stomach of the Edriophthalmia is built upon the same structural plan as that of the Decapoda, and that in the Edriophthalmia the stomach contains several pieces which are homologous to the principal pieces of the stomach in the Decapoda.

Our research has led us to the same conclusion in the case of the Schizopoda.

The principal pieces are five in number and are found uniformly in the three groups.

They are :

1° The lateral paired pieces of the cardiac chamber, S_1.

2° The lateral paired pieces of the pyloric chamber, S_2.

3° The unpaired median piece of the pyloric chamber, S_3.

We give first what Professor IDE considers to be the homologies in the Decapoda and Edriophthalmia.

The lateral pieces armed with teeth in the cardiac chamber of the Decapoda correspond to the upper ridges, «crêtes dentées ou hispides», of the Edriophthalmia, S_1. The lateral pieces of the pyloric chamber of the crayfish are homologous to the lateral pieces of the pyloric chamber in the Edriophthalmia, S_2.

The unpaired median piece, between the lateral pieces, of the pyloric chamber of the crayfish represents the unpaired median piece of the Edriophthalmia, S_3.

With regard to the stomach pieces of the Schizopoda, as far as we are

aware, no other author has pointed out the homologies in this group of the Crustacea.

Frey [1] in his description of the stomach of *Macromysis flexuosa*, mentions simply the lateral pieces of the cardiac chamber; the lateral teeth escaped his observation, and he did not attempt to indicate the homologies.

He considered the stomach of *Macromysis* to be less developed than that of the Decapoda, but more complicated than that of the Isopoda and Amphipoda; « medium inter utramque formam locum tenere videtur ». In his memoir on the Podophthalmia, Mocquart [2] disagrees with Frey and finds a great similarity between the Schizopoda and the « lower Decapoda ». Mocquart is the only author, as far as we are aware, who has tried to find homologies between the stomach pieces of the Decapoda and the Schizopoda.

He has studied many species of Podophthalmia and his memoir contains numerous drawings of dissections.

He has not, however, made any microscopical sections and consequently his descriptions are wanting in detail.

His drawings of the dissected pieces are, moreover, very small and difficult to understand.

His treatment of the Schizopoda is most unsatisfactory, for he devotes his descriptions of this group to a single species of Mysidæ which he had not determined.

We think it will be useful, however, to summarise his descriptions and conclusions : « les pièces ordinaires de l'armature stomacale sont méconnaissables; il y a deux dents latérales dont la situation est normale. La « dent médiane fait défaut, mais il y a une sorte de préparation à sa formation comme à celles des pièces pyloriques et propyloriques; on n'observe « dans la région pylorique aucune pièce squelettique distincte. »

From this short description it will be seen that Mocquart failed to observe some of the pieces in the stomach of the Mysidæ.

He concludes in the following terms : « il est impossible de méconnaître les rapports qui existent entre le squelette gastrique des Mysis et « celui des Décapodes inférieurs. La division cardiaque de l'estomac en « particulier, par sa forme, par les dents latérales, les plaques cardiaques, « les pièces cardiaques latérales inférieures et les rudiments de pièce pennée, rappelle exactement ce qu'on observe chez beaucoup de Salicoques. »

---

(1) Frey : Loco citato.

(2) Mocquart : Loco citato.

MOCQUART insists on the fact that in each natural family, the stomach apparatus is, in general, built upon a special type proper to each family, and in spite of numerous differences of detail found in the various groups, the modification of the gastric skeleton consists merely in a change of form or of relationship between the pieces, brought about by their coalescence or disappearance.

In no case, according to MOCQUART, are new pieces added to the stomach; even in the case where the apparatus has been most changed, the homologous pieces may be established with certitude.

According to this author, then, in all the Podophthalmia, the stomach is built upon the same plan.

The result of our research has led us to consider the following as homologous pieces in the Schizopoda, the Edriophthalmia and the Decapoda :

The lateral pieces in the cardiac chamber of the Schizopoda armed with teeth, hooks or spines S_1 represent the «crètes dentées ou hispides» of the Edriophthalmia and the lateral pieces armed with teeth of the Decapoda.

The lateral pieces of the pyloric chamber of the Schizopoda S_2 are homologous to the lateral pieces in the same chamber of the Edriophthalmia and Decapoda.

The unpaired median piece S_3 of the pyloric chamber of the Schizopoda is the same piece as the unpaired median piece of the Edriophthalmia and Decapoda.

In the three groups, pieces may exist in some species that are not found in others.

For instance, the superior median piece *p. s. m.* which is found in the Schizopoda and Decapoda, is wanting in the Edriophthalmia except in the case of Idotea.

The «lames recouvrantes» and the «lames annulaires» described by Professor IDE in the Edriophthalmia, are not found in the Schizopoda.

The first are epithelial folds running horizontally above the two chambers of the stomach in many Edriophthalmia : *Oniscus*, *Armadillo*, *Asellus* and *Idotea*.

They are not found in *Anilocra* and *Gammarus*.

The «lames annulaires» are ring-like folds in the anterior portion of the mid-gut; *Gammarus*, *Idotea* and *Vibilia* possess a *single* fold; two are found in *Oniscus*.

These are accessory, therefore, and do not belong to the typical pieces.

The Schizopoda ressemble the Decapoda in having no direct opposition between all the pieces *of the same side* of the stomach.

In the Schizopoda and Decapoda it seems to us that the pieces of the cardiac chamber are more highly developed as prominent reliefs, precisely to ensure opposition between the corresponding pieces *of the opposite side.*

Comparing the two chambers of the stomach in the three groups, it seems to us that it is the pyloric chamber which suffers the least in structural modification.

In the Schizopoda and Decapoda the cardiac chamber is distinctly separated from the pyloric chamber.

This is not the case in the Edriophthalmia.

Mocquart came to the conclusion that the study of the gastric skeleton of the Podophthalmia was an important element in determining *the natural affinities* in this large section of the Crustacea, on the principle that this apparatus is less under the influences of the external causes of variation.

This seems most reasonable, for the causes which have brought about external differences during successive adaptations to various conditions of environment were mostly external also.

It is but natural, therefore, to suppose that the external morphology should be more subject to these outside influences.

It is but natural, also, to suppose that the internal organisation should have been more respected for it is less exposed to these causes of variation.

Of the two chambers of the stomach, we should expect to find the anterior chamber more exposed to external influences, and therefore more subject to variation in the different species and groups, than the posterior chamber.

This is what we find to be the case in comparing the groups of Schizopoda, Edriophthalmia and Decapoda.

It is, however, upon the external morphology of the Arthropoda, which is the most subject to variation, that even some recent systems of classification are almost exclusively based.

A classification should express the phylogenetic relationships of the groups and species as far as that is possible. Are we justified, therefore, in totally neglecting at the present day the variations in the internal organisation in the study of the affinities and in the hypothetical establishment of the different groups of Arthropoda?

Whilst external details, — the first to be modified by external influences, — may be quite sufficient to *differentiate* forms that are closely related, yet the internal structures, — which are not so easily modified, — seem to be more important when we try *to find out the phylogenetic relationship* between externally different types.

Are we not, therefore, failing in scientific method when we build up groups and subdivisions solely on the variations of external morphology without carefully examining the details of their internal organisation?

Physiology.

1°. *Œsophagus.*

The food after being separated and divided by the mandibules and maxillæ passes up the œsophagus into the anterior cavity of the stomach. The longitudinal and circular muscle bands enable the œsophagus to perform peristaltic movements.

The mouth and œsophagus can be enlarged or reduced in size, and the cardiac chamber can be brought nearer to the mouth by means of strong muscular bands connecting its walls with the external integument.

2° *Stomach.*

The physiological signification of the stomach in the Crustacea has been much discussed.

Are the plates which are found in the stomach powerful auxiliaries of the mandibules and maxillæ endowed with a masticating function, or is their role simply that of mixing the food stuffs with the ferments secreted by the digestive glands, or have they an altogether different function?

Considering the structure of these pieces one would say at first sight, that they were nothing more than an effective masticating apparatus.

This, however, has been contested.

The researches of Plateau on the crab seem to show that the pieces in the cardiac chamber of this animal have only a very feeble masticating power.

The investigations of other authors support this opinion (Balbiani, Weissmann, Miall).

Another function has, therefore, been attributed to the stomach, viz. that of a filter preventing the food stuffs from going further before they have undergone the action of the digestive ferments.

In his research on the Edriophthalmia, Professor IDE is of the opinion that the stomach is not devoid of an important mechanical action upon the food, though of a different nature and intensity according to the species of the animal. This mechanical action would vary according to the structure of the organ and according to the form, the strength, and the disposition of the stomach pieces.

This author does not attach great importance to the division of the stomach into two portions; he calls it simply «poche malaxatrice».

Almost all the authors have made the division into cardiac and pyloric chambers (HUXLEY, FRENZEL, CLAUS, MOCQUART).

Yet, for the Edriophthalmia LEREBOULLET, LEYDIG and WEBER do not make the division.

The various observers have given all of their attention to the cardiac chamber; the pyloric by reason of its complex structure has been constantly neglected, and given the function of a filter, valvule or sphincter.

FREY divides the stomach of *Macromysis flexuosa* into «pars cardiaca et pars pylorica».

MOCQUART examined the stomach of one of the Schizopoda but he had not determined the species.

Our research upon the Schizopoda have convinced us that in these animals, at least, the chief function of the cardiac chamber is that of masticating the particles of food, as an auxiliary to the mouth pieces. This process takes place in the posterior portion of the chamber where the teeth are situated.

Secondarily, the cardiac chamber acts as a sieve or filter for the further retention in the cavity of such particles of food that have not been sufficiently divided.

We have already seen that the plates are armed with teeth of various kinds, with spines and with hairs.

Some of the spines are very powerful and have indented surfaces.

The teeth and spines may have the role of cutting and tearing the pieces of vegetal food consisting of pieces of algae.

The anterior borders of the lateral pieces are fringed with very long hairs which terminate in three or four minute teeth-like points not unlike the molars of a small mammal; these hairs being directed backwards towards the centre of the cavity, have the role simply of collecting and bringing the food towards the centre of the plates where it can be directed

towards the teeth and pyloric chamber by the numerous hairs which cover the surfaces of the cardiac pieces.

In the Edriophthalmia grinding or crushing plates are generally seen; these are formed by thickenings of the cuticle. These plates are well developed in *Oniscus*.

Unless the thickening of the cuticle in certain regions of the pyloric cavity of *Nyctiphanes* can be considered as grinding plates, there is nothing corresponding to these formations in the Schizopoda.

We consider, therefore, the cardiac chamber in the Schizopoda to be an auxiliary apparatus to the appendages of the mouth, and to have no part in the process of mixing the food with the ferments.

In the Schizopoda that we have studied, the cardiac chamber cannot have the function of a »mixer« because the two chambers of the stomach are distinctly separated from one another, so much so that the ferments arriving in the pyloric chamber from the digestive glands by the very disposition and structure of the latter chamber which is considerably depressed, cannot rise to a level high enough to pass into the anterior chamber. This is clearly shown by our FIG. 3, 26, 32, 33, 35, 41.

Moreover, we have never found any secretions from the digestive glands in the cardiac chamber.

Pyloric chamber.

We have seen in our anatomical description of this region, that a cylindrical tube formed by the meeting of opposite pairs of chitinous folds fringed with spines, runs directly from the cardiac chamber towards the intestine over the lower cavity which contains the pyloric pieces, FIG. 3, 7, 12, 15, 17, 19, 32.

We saw also that this tube is of a valvular nature, and that by the action of muscles the folds are capable of being withdrawn.

Our observations show that this tube is always filled with food; sometimes pieces of algae are found that have been imperfectly masticated. When the tube is closed by the meeting of the folds, nothing can pass into the cavity below.

When they are withdrawn, the smaller particles filter through the rows of spines fringing the borders of the lower folds, FIG. 15.

This filtration is doubtlessly assisted by the spines upon the upper borders of the median piece S_3, for we must allow with Professor IDE that this piece has a rocking movement.

Our preparations show that food penetrates into the chamber below, but always in small quantities and always very finely divided.

We think, however, that the food particles may also enter into the pyloric chamber along the grooves at the side of the ridge *c*, FIG. **4, 5, 6.** The hairs which fringe the lower borders of the lateral pieces S_1 seem to act as a filter or sieve for we often find food in these grooves reduced to fine particles.

The food may travel along these grooves and enter the anterior portion of the pyloric chamber, through small passages formed at each side of the summit of the ridge when the pyloric chamber is put into movement.

Our preparations show that the lateral grooves of the median piece S_3 are very often filled with the secretions from the digestive glands.

We have seen even entire vesicles of proteid matter, that have been cast off from the secreting cells, in these grooves.

We have never, however, found them to contain any food particles. Since the openings of these grooves are close to the openings of the digestive glands, at the posterior end of the pyloric chamber, it would seem that the secretions pass by preference into the grooves, where they can exude through the comb-like spines and mix with the fine particles of food contained in the grooves formed by the lateral pieces S_2 and the piece S_3.

Professor IDE is of the opinion that the secretions pass by preference into the grooves formed by the lateral with the median piece but he had not seen the lateral grooves in the piece S_3.

In our preparations of *Anchialus*, we have seen a considerable portion of the pyloric chamber as well as the lateral grooves, filled with secretion products from the digestive glands.

Although the secretions are prevented from passing into the cardiac chamber by the « culs de sacs » at the anterior portion of the pyloric cavity, they are able, however, to pass above, behind the posterior surface of the piece S_3.

They can run forward also, but only for a short distance, along the passages at each side of the upper folds S_1s, FIG. **17.**

The function, therefore, of the pyloric chamber in the Schizopoda is that of mixing the already masticated food with the ferments of the digestive glands.

This is brought about by the action of the spines and hairs upon the pyloric pieces, when the chamber is put into movement by the muscles.

When the food and ferments have been well mixed, they pass into the intestine behind the median piece S_3.

We have no intention, in this work, of discussing the nature of the secretions from the digestive glands.

We have treated some of our sections of the digestive gland with iodine dissolved in potassium iodide, and found the ordinary yellow colour distinctive of the proteids.

Keeble and Gamble have shown that the reaction of the digestive gland of *Macromysis* is alkaline or acid according to the diurnal or nocturnal colour.

We did not find any glycogen.

The absorption of the nutritive elements, probably takes place in the mid-gut, where the cuticle is very thin; perhaps the lateral pockets of the pyloric cavity *p. l. i.* have an absorptive role also.

Intestine.

The intestine seems to be simply a canal with an absorptive faculty, and has no ferment glands in its epithelium.

The longitudinal and circular muscles which surround the epithelium of the intestine, produce peristaltic movements which are readily seen in the living animal.

After fixation, the waves of contraction are often seen by the form of the food which it contains.

The contents of the stomach and intestine are always constituted of diatoms and vegetal matter.

P. J. Van Beneden claims to have found appendages of small Crustacea in the intestine of *Mysis*, hence he concludes that the regime of these animals is not exclusively vegetal.

His observations, however, were without sections, and he may have been misled by small teeth detached from the stomach pieces.

We have never found any other Crustacea in the numerous Schizopoda which we have examined and we believe that the occurrence of their remains must be quite accidental.

We have seen that the anus possesses valvules that can be opened or shut at will, by means of powerful circular muscles and extrinsic bands connecting the wall of the anus to the external integument. The role of the valvules is to render intermittent the evacuation of the excrement.

LITERATURE.

1837 *Milne-Edwards, H.* : Histoire naturelle des Crustacés, v. II.

1846 *Frey, H.* : De *Mysidis flexuosæ* anatome. Dissert inaug. Gottingæ.

1861 *Van Beneden, P. J.* : Recherches sur les Crustacés du littoral de Belgique; Mémoire de l'Académie royale de Belgique, v. 33.

1867 *Sars, G. O* : Nye Bidrag til Kunskaben om Middelhavets Littoralfauna Middelhavets Mysider.

1879 » : Norske Mysider.

1880 *Weber, M.* : Ueber den Bau und die Thätigkeit der sogenannten Leber der Crustaceen; Archiv f. mikroskop. Anat., v. 17.

1883 *Huet, L.* : Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes; Journal de l'Anat. et de la Physiol. de Robin, XIX.

1883 *Mocquart* : Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés podophthalmes; Ann. des Sc. nat., Zool., t. XVI, 6e série.

1884 *Frenzel, J.* : Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen; Mittheil. a. d. zool. Stat. Neapel, V.

1885 » : Ueber den Darmkanal der Crustaceen; Archiv f. mikroskop. Anat., XXV.

1887 *Nusbaum, G.* : L'embryologie de *Mysis chameleo*; Archiv. de Zool. Exp. et Gén., série 2, v. 5.

1888 *Cattaneo, G.* : Sur la structure de l'intestin des Crustacés Décapodes; Archiv. Ital. de Biol., t. 9.

1889 *Bronn, H. G* : Klassen und Ordnungen.

1891 *Ide, M.* : Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les Crustacés Edriophthalmes; La Cellule, VII, 2.

1892 » : Le tube digestif des Édriophthalmes; La Cellule, VIII.

1892 *Norman, A. M* : On British Mysidæ; Ann. and Mag. nat. Hist., S. 6, v. 10.

1893 *Perrier, Ed.* : Traité de Zoologie.

1900 *Mac Mum* : On the gastric gland of Molluscs and Decapods; Phil. Trans. Royal Soc. London, v. 19, series B.

1901 *Wallengren* : Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sogenannten Intestinaldrüsen bei den Decapoden; Zeitschrift f. wiss. Zool., 70.

1904 *Miss Cussans, Margaret* : *Gammarus;* Liverpool Marine. Biol. Memoirs.

1904 *Keeble, F., and Gamble, F. W.* : The colour-physiology of higher Crustacea; Phil. Trans. Royal Soc. London, ser. B, v. 196.

EXPLANATION OF PLATES.

REFERENCE LETTERS.

An. Anus.
br. sk. Chitinous bar of internal skeleton.
br_1. Fold connecting upper border of lateral pieces of cardiac cavity with upper fold of pyloric cavity.
br . Fold connecting under border of lateral pieces of cardiac cavity with lower fold of pyloric cavity.
bs. Upper border of lateral cardiac pieces.
bi. Under » » »
c. Longitudinal ridge of cardiac chamber.
Card. Cardiac chamber.
Py. Pyloric »
S_1. Lateral piece of cardiac chamber.
S_2. » » pyloric »
S_3. Median » » »
S_1s. Upper fold of » »
S_1i. Lower » » »
P_2l_1. Upper terminal piece of S_2.
P_2l_2. Lower » » »
d. Dorsal surface.
v. Ventral »
cp. Carapace.
cn. Nerve cord.
cl. Cuticle.
vd. Dorsal vessel.
ov. Ovary.
div. Diverticulum.
p. l. i. Inferior lateral pocket of pyloric chamber.
gl. Digestive gland.
gl. r. Glandular ridge in tube of digestive gland.
t. Teeth.
œs. Œsophagus.
m. Muscle.
mc. Circular muscle.
m. l. Longitudinal muscle.
p. s. m. Superior median piece.
fl. Fold.
I. Intestine.
g. s. Salivary gland.
r. Chitinous rib ot S_2.
Ly. Propria of LEYDIG.
n. Nucleus.
gr. Grooves in the piece S_5.
b. l. Blood lacunes.
c. g. Ordinary secreting cells of digestive gland.
p. Pocket in anterior wall of cardiac chamber of *Siriella*.
vc. Vesicle.
mb. c. Cell membrane.
plt. Plateau.
td. Tendon.
mx. Maxillæ.
msc. Myosarc.

Macromysis flexuosa.

FIG. **1** to **25**.

All the figures, except the first two which are diagrammatic, are drawn with the camera lucida. The objectives are those of SWIFT, ZEISS *and* LEITZ.

FIG. **1**. Side view of *Macromysis flexuosa*. The animal is supposed to be transparent to show the disposition of the stomach and the digestive glands. The ovary has been inserted to show the overlapping of the first two tubes of the glands.

FIG. **2**. Diagram showing the dorsal aspect of the relations between the principal pieces of the stomach. *AB* is the extent of the cardiac region; *BC* that of the pyloric region.

FIG. **3**. Vertical section through the median plane including the œsophagus, the cardiac and the pyloric chambers. The pointed lines in the anterior chamber indicate the position of the cardiac paired plates S_1. The numbers indicate the regions through which the transverse sections bearing those numbers pass. 2/3 in, × 1.

FIG. **4**. Transverse section through the plane indicated 4 in the preceding figure. 2/3 in, × 3.

FIG. **5**. Transverse section through the plane indicated 5 in FIG. **3**. This figure passes through the œsophagus, showing the reliefs on its anterior surface. The salivary glands *gs*. are situated in front of the œsophagus. 2/3 in, × 3.

FIG. **6**. Transverse section through the plane indicated 6 in FIG. **3**, showing the terminal aspect of the cardiac paired plates S_1 with the teeth on their upper borders. The anterior portion of the V shaped piece *p. s. m.* is shown. Below the stomach cavity a portion of the internal chitinous skeleton *br. sk.* in the shape of a bar is seen. The nuclei are those of the muscle sheath or myosarc. Isolated salivary glands *gs*. are visible near the ascending muscles. 2/3 × 3.

FIG. **7**. Transverse section through the plane indicated 7 in FIG. **3**. The arms or chitinous folds connecting the cardiac pieces with folds which run above the pyloric chamber are seen in br_1 br_2. Powerful muscle bands attached to the anterior end of the median piece S_3 are seen in *m*. 2/3 in, × 5.

FIG. **8**. Vertical section, parallel to the median plane, of the posterior portion of the cardiac chamber and the pyloric chamber. 2/3 in, × 5.

FIG. **9**. Vertical section outside the median plane and slightly oblique, showing a part of the lateral pieces S_2 and the lateral grooves in one of the faces of the median piece *gr*. S_3. The upper terminal portion of the lateral plate S_2 is seen in $P_2 l_2$. The section has included the connecting folds br_1 and br_2. The lower fold br_2 is inserted behind the summit of the ridge *c*. 2/3 in, × 5.

FIG. **10**. Drawing of a dissection of the grooves in one of the faces of the piece S_3 highly magnified. The posterior ends of the grooves unite in a concave cavity, free from spines, through which the secretions from the digestive glands pass into the grooves. The surface above the grooves is covered with very fine hairs.

FIG. **11**. Horizontal section passing through the upper portions of the cardiac and pyloric chambers. The concave internal surfaces of the plates S_1 are seen covered with hairs. The terminal part of the pieces are armed with teeth. In br_1 the chitinous folds connect the pieces of the cardiac chamber with the folds S_1s which run above the upper portion of the pyloric cavity terminating close to the dorsal diverticulum *div*. The first two pairs of dorsal tubes of the digestive gland are seen in transverse section. 2/3 in, × 5.

FIG. **12**. Horizontal section passing at a lower level than the preceding figure through the upper portions of the cardiac and pyloric chambers. The lower folds br_2 connect the lateral pieces S_1 with the lower folds S_1i which run above the pyloric chamber. These folds become free as blade-like projections P_1l_1 at the entrance to the intestine. Their terminal borders carry a comb-like apparatus of long spines. From the dorsal aspect these chitinous pieces are slightly convex at their terminal end. 2/3 in, × 5.

FIG. **13**. Horizontal section at a still lower level through the two chambers of the stomach. The longitudinal ridge which runs between the lateral plates of the cardiac chamber is seen in transverse section *c*. The two chambers are entirely separated from one another at this level. The dorsal aspect of the upper portions of the paired lateral pieces S_2 of the pyloric chamber with the chitinous surface ribs is seen in S_2, *r*. The upper ridge of the median piece S_3 has been included in the section. 2/3 in, × 3.

FIG. **14**. Horizontal section through the lower portions of the two chambers. The lower borders of the cardiac pieces S_1 are seen in *bi*. The pyloric chamber contains the three pieces. The lateral plates S_2 are convex and fit into the concave lateral faces of the median piece S_3. The section has passed through the entrance of the common canals of the digestive gland into the posterior portion of the pyloric cavity. The lateral inferior pockets *p. l. i.* are also shown. 2/3 in, × 5.

FIG. **15**. Transverse section through the plane indicated by the same number in FIG. **3**. The folds S_1s and S_1i are withdrawn, thus allowing food to pass through the lower folds into the pyloric cavity below. The surface ribs, bearing spines, are seen in the lateral pieces S_2. The comb-like apparatus facing the grooves in the lateral surfaces of S_3 are seen in transverse section. The upper portion of the piece is covered with very fine hairs. The summit of S_3 is fringed with spines. D ZEISS, × 1.

FIG. **16**. Section at an angle of 45° to the axe of the animal, to indicate the relations between the posterior surface of the median piece S_3 and the terminal under piece of S_2, P_2l_2. The terminal blade-like plates P_2l_2 carry spines upon their inner borders. 2/3 in, × 3.

FIG. **17**. Transverse section through the posterior portion of the pyloric chamber. The median piece S_3 is still attached to the floor of the cavity. The grooves at the side are the entrances to the grooves of the lateral faces of the piece, they are situated close to the entrance of the digestive glands into the cavity. The lateral pouches are seen in transverse section. 2/3 in, × 5.

FIG. **18**. A dissection of the posterior surface of the median piece S_3, showing the terminal spurs. D, × 3.

FIG. **19**. Transverse section, somewhat oblique, through the posterior portion of the pyloric chamber. The pieces $P_1 l_1$, $P_2 l_2$ and S_3 have all become free in the cavity. The dorsal diverticulum with its crescent shaped lumen is seen. The overlapping folds of the diverticulum are separated from the superior lumen on account of the obliquity of the section. The transition from the cuticular matrix to the glandular epithelium of the digestive gland is seen at each side of the pieces $P_2 l_2$. D, × 1.

FIG. **20**. Transverse section through a part of the internal skeleton formed by the transformation of original muscular fibres into chitinous substance. The bar contains a pair of lateral lumina lined by a cuticle. The nuclei are those of the muscle-sheath. 2/3 in, × 5.

FIG. **21**. Transverse section through the anterior portion of the intestine. The four layers are seen. (1) a serous membrane. *Ly*. (2) layer of circular muscle fibres. (3) longitudinal muscle fibres. (4) the epithelial layer lined by a very thin chitinous cuticle *cl*. 1/12 LEITZ × 1.

FIG. **22**. Median vertical section through the terminal portion of the intestine and anus. The abrupt change from the intestinal epithelium to the loose tissue which constitutes the valvules of the anus is seen. Some of the muscles attaching the anus to the external ventral cuticle are shown *m*. The circular muscles are seen in transverse section *mc*. 2/3 in, × 3.

FIG. **23**. Transverse section through the end of the intestine. There is no chitinous cuticle in this region. D, × 3.

FIG. **24**. Transverse section through the valvular part of the anus showing the folds projecting into the lumen. The circular muscles *mc* and the extrinsic bands are seen *m*. D, × 3.

FIG. **25**. Transverse section through the anus which is seen as a vertical slit opening on the last segment of the body. 2/3 in, × 3.

Macropsis.

FIG. **26** to **30**.

FIG. **26**. Vertical section through the median plane. It will be noticed that the mouth and œsophagus are very long, the latter opening in the cardiac cham-

ber in a vertical direction. The cardiac chamber is remarkably small. The pointed lines indicate the direction of the lateral plates S_1. The form of the paired diverticula is indicated by pointed lines. 2/3 in. × 5.

FIG. **27**. Transverse section through the anterior portion of the cardiac chamber including a part of the œsophagus with a portion of one of the longitudinal ridges of the œsophagus *c. œs.* 2/3 in, × 3

FIG. **28**. Transverse section through the middle of the pyloric cavity, showing the lateral grooves *gr.* in the piece S_3 and those of the lateral pieces S_2. The upper folds S_1s and S_1i are much less developed in *Macropsis* than in the other species. D, × 1.

FIG. **29**. Transverse section through the posterior portion of the pyloric cavity. Above are paired dorsal diverticula *div.*, below and at each side are the inferior pouches or cœca. The concavities at each side of the base of the median piece S_3 are the entrances to the lateral grooves. The median piece in this region comes into close contact with the fine hairs at the base of the lateral pieces S_2 thus separating the upper part of the cavity from the lateral grooves below formed by the pieces S_2 and S_3 through which the secretions from the digestive gland pass. D, × 1.

FIG. **30**. Transverse section showing the opening of the diverticula in the posterior portion of the pyloric cavity. The terminal portions of the pieces P_2l_2 and S_3 are shown. D, × 1.

Gastrosaccus.

FIG. **31**. Tranverse section through the posterior portion of the pyloric chamber. The dorsal diverticula lie closer together than those of *Macropsis*. The lateral inferior pockets *p. l. i.* are more developed than in *Macropsis*. 2/3 in, × 5.

Schistomysis ornata.

FIG. **32**. Vertical section through the median plane of the pyloric chamber. The incurved dorsal diverticulum lies above. The inferior fold S_1i is shown; the anterior end inserted behind the terminal point of the ridge *c*, constitutes the connecting fold br_2 between S_1 and S_1i. The pointed lines indicate the situation of the upper and lower terminal free pieces of S_2; P_2l_1, P_2l_2. 2/3 in, × 5.

Anchialus.

FIG. **33** and **34**.

FIG. **33**. Vertical section through the median plane. The œsophagus runs almost vertically to the cardiac chamber. A fold *fl.* is shown on the anterior face of the cardiac chamber. The pointed lines indicate the position of the lateral plates S_1 and the upper folds S_1s. 2/3 in, × 3.

FIG. **34** Transverse section through the cardiac chamber. The ridge *c* in this species is cone-shaped and of large dimensions. Above the cavity run the two tubes of the digestive gland *gl.* 2/3 × 5.

Siriella.

FIG. **35** to **40**.

FIG. **35**. Vertical section through the median plane. The sections of a pair of folds *fl* are seen in the anterior upper portion of the cardiac cavity. They constitute maze-like formations and end in a small pouch *p*. The dorsal diverticulum *div.* is but slightly developed. The intestinal cuticle has been detached from the epithelium by the action of the fixing solutions. 2/3 in, × 1.

FIG. **36**. Transverse section through the front part of the cardiac chamber to show the insertion of the folds *fl* in the floor of the cavity. They are seen to consist of a double row of cells. Above the cavity are the pair of dorsal tubes of the digestive gland *gl.* which in this species as in *Anchialus* run forward over the stomach cavity. 2/3 in, × 1.

FIG. **37**. Transverse section through the cardiac chamber. The pieces S_1 have a vertical position. The upper corners are fringed with long spines which meet in the centre of the cavity. In *bl.* a pair of blood lacunes are seen which in this species are found running by the sides of the stomach cavity. 2/3 in, × 3.

FIG. **38**. The same further back. The upper reliefs bear hooks instead of saw-like teeth *t*. The longitudinal ridge *c* is of large dimensions with a flattened summit. 2/3 in, × 3.

FIG. **39**. Transverse section near the entrance to the pyloric chamber in the same region as FIG. **6**. The terminal aspect of the cardiac plates S_1 is seen with the teeth *t* upon their upper borders. The dorsal vessel runs above the piece *p. s. m.* in connection with a pair of blood lacunes, *bl.* 2/3 in, × 3.

FIG. **40**. Transverse section through the middle of the pyloric chamber. The median piece S_3 bears a tuft on its summit. It contains three pairs of lateral grooves *gr.* 2/3 in, × 3.

Nyctiphanes couchii.

FIG. **41** and **42**.

FIG. **41**. Vertical section through the median plane partly diagrammatic, showing the relative positions of the stomach pieces. The cardiac chamber is greatly developed and elongated in the longitudinal direction. The pyloric is comparatively small. This species is distinguished by the length of the lateral pieces S_1 and the great development of the longitudinal ridge which terminates at the pyloric chamber as

a free piece running above the folds br_2. *c. term.* The paired diverticula are directed forwards; in this species they are glandular. $P_2 l_2$ indicates the position of the under terminal portions of the lateral pieces S_2, they penetrate into the intestine for a considerable distance as fine blade-like chitinous plates. *x* is a small eminence in the posterior portion of the cavity. 2/3 in, × 3.

FIG. **42.** Transverse section through the anterior portion of the pyloric chamber. The terminal upper portions of the lateral plates carry long spines S_1. The folds br_2 which connect the lower portions of the lateral plates S_1 with the folds $S_1 i$ of the pyloric chamber in this animal have a very thick cuticle on their upper surface *cl.* The terminal free portion of the longitudinal ridge *c. term.* lies upon the folds br_2 as a free piece The superior median piece *p. s m.* is represented by a pair of chitinous eminences bearing hairs directed downwards. The matrix of the chitinous pieces is constituted of small cells with large nuclei closely packed together. D, × 1.

Histology.

FIG. **43** to **51**.

FIG. **43.** Vertical section through a bundle of muscle fibres undergoing transformation into chitinous substance. *m.* indicates the region which is still muscular. *A* denotes the region of the atrophy; the transverse striations are gradually disappearing. Their terminal portions where they are attached to the external cuticle *cl* have been transformed into tendons *t. d.* It will be noticed that in the region where the atrophy is taking place, whilst the transverse striations are disappearing, the longitudinal ones are becoming accentuated. The muscle sheath or myosarc *m sc.* contains several large nuclei. 1/12 LEITZ × 1.

FIG. **44.** Section through the centre of one of the spherical bodies composing the salivary gland. It is formed of a number of cone-shaped cells whose summits almost meet in the centre, leaving only a small space from which the secreted matter is carried off by a small canal. A number of vacuoles *vc* are seen in each cell which in the living cell contain the secreted ferments. The spherical bodies are surrounded by a serous membrane *Ly.* 1/12 LEITZ, × 3.

FIG. **45.** Vertical section through one of the ventral tubes of *Macromysis.* The two kinds of cells are seen : (1) the ordinary secreting gland cells *c. g.* (2) the elongated cells of the glandular ridge *gl r.* The ordinary secreting cells *c. g.* are of different sizes; the larger ones contain vacuoles filled with granular secreted matter *vc.* In the elongated cells of the glandular ridge a considerable portion of the protoplasm has been transformed, only the cell membranes remain, attached to a striated plateau above. The nuclei n_1 are seen to be more elongated than the nuclei of the ordinary secreting cells *n.* In the former case they lie close to the region of

secretion. Above the plateau is a cuticle which covers all the cells of the digestive gland *cl*. The tube is surrounded by a serous membrane *Ly*. D, × 3.

FIG **46**. Horizontal section through the pair of ventral tubes of the digestive gland. The glandular ridges *gl. r.* are seen throughout their entire length. In the lower part of the ridge, the protoplasm of the cells has been entirely transformed, only the fragments of their nuclei attached to the cell membranes remain *n*; some of the ordinary secreting cells contain vacuoles of secreted matter, others have burst leaving only a cellular debris. 2/3 in, × 3.

FIG. **47**. A pair of tubes of the digestive gland of *Macropsis* seen in transverse section. The glandular ridges *gl r.* in this species have a different aspect. They do not stand out prominently in the tube. The ordinary secreting cells are more elongated than in *Macromysis*. D, × 1.

FIG. **48**. Transverse section of two tubes of the digestive gland of *Siriella*. This species contains several glandular ridges in each tube, in some of them the process of vacuolisation is complete. 2/3 in, × 5.

FIG. **49**. Transverse section through some of the ordinary cells of the digestive gland of *Macromysis*. The cells contain many vacuoles of different sizes *vc*. The large vacuole has been emptied of its contents; it is lined with a cuticle *cl*. A smaller vacuole is forming at the side full of granules of proteid matter. The minute vacuoles found in different parts of the protoplasm of the cells contain each a small granule. The cells are covered with a cuticle striated vertically. 1/12 LEITZ, × 3.

FIG. **50**. Some of the cells of the glandular ridge. The cuticle and plateau are seen on the internal surface of the cells. To the right the vacuoles are forming, leaving the cell membranes attached to the plateau with a few protoplasmic fibres. The elongated nuclei are closely packed together. 1/12 LEITZ, × 3.

FIG. **51**. Ordinary cells of the digestive gland of *Siriella*. The nuclei contain a large nucleolus. One of the cells has assumed a globular shape and is about to be cast into the tube with its nucleus. 1/12 LEITZ, × 1.

INDEX.

Introduction 7
Methods 12
Methods of fixing 12
Methods of embedding 13
Methods of staining 13

CHAPTER I.

ANATOMICAL DESCRIPTIONS.

1. *Macromysis flexuosa*. 15
A. Study of the dissected organs 15
B. Study of microscopic sections 17
Œsophagus 17
Stomach 17
Cardiac chamber 18
Pyloric chamber. 21
Union of the pyloric chamber with the intestine 25
Muscular system 26
The mid-gut 27
The dorsal diverticulum 28
The glands 29
Digestive glands or hepato-pancreas 29
The intestine 32

2. Other species 34
Macropsis slabberi 34
Schistomysis ornata 36
Mysis vulgaris 36
Schistomysis spiritus 36
Gastrosaccus spinifer 36
Mysidopsis 36
Anchialus agilis 37
Siriella 38
Nyctiphanes couchii 40

Chapter II.

HISTOLOGY.

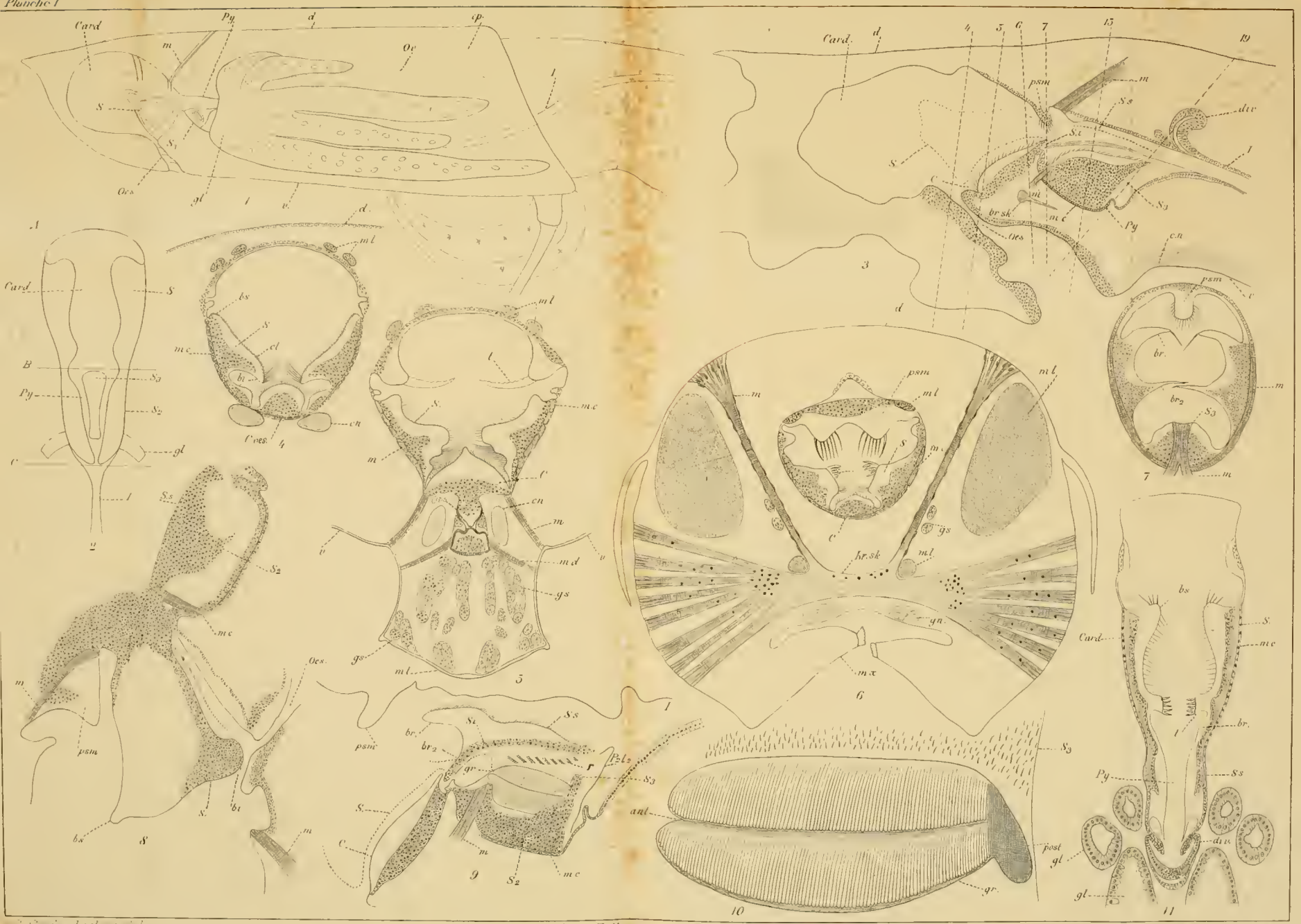
Stomodæal part 42
Tendons and internal skeleton 43
Proctodæal part 43
Salivary glands 44
Digestive glands 45
Glandular ridges in the tubes of the digestive gland 46

Remarks and conclusions 48
Comparison between the stomach pieces of the Schizopoda and those of the Decapoda and Edriophthalmia 49
Physiology 53
1° Œsophagus 53
2° Stomach 53
Pyloric chamber 55
Intestine 57

Literature 59

Explanation of plates 61

Planche I



Lith De Tollenaere Frères Brux

F Biesemans. Sculp

Planche II

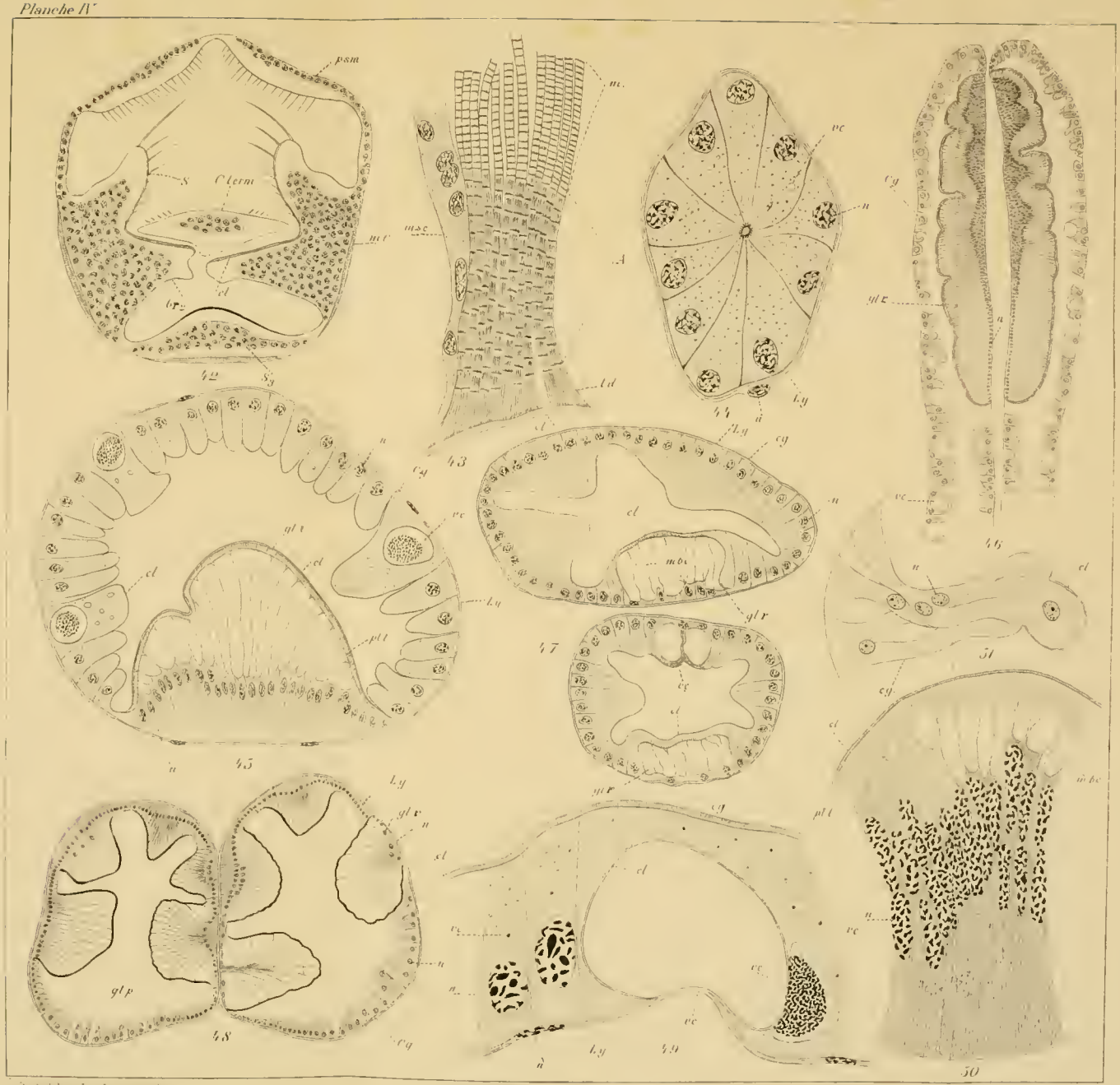
C. Gelderd ad nat. delin.

Lith. De Tollenaere Frères Brux.

Planche III

C. Celder Lith.

Planche IV


psm
S
C term
mc
cl
br2
S3
42
m.
msc
ld
43
A
vc
n
Lg
44
Cg
glr
46
cg
cl
mbc
glr
47
vc
cl
n
cg
51
cl
mbc
glr
cg
pll
cl
vc
n
Lg
glr
n
glp
48
cg
cl
vc
vc
vc
Lg
49
50

Les Cinèses somatiques dans le Marsilia

PAR

le Dr J. BERGHS.

(*Déposé le 20 décembre 1907.*)

Les Cinèses somatiques dans le Marsilia

Passant l'hiver dernier à l'Institut botanique de Bonn, nous eûmes l'occasion de voir le Professeur STRASBURGER mettre la dernière main à son étude sur l'apogamie dans les *Marsilia* (1).

M. STRASBURGER voulut bien nous réserver l'étude des cinèses somatiques dans cette plante en nous demandant d'accorder une attention spéciale à l'évolution des nucléoles. Peut-être cette étude jetterait-elle quelque lumière sur l'évolution si étrange que nous avions décrite pour le nucléole de *Spirogyra* (2). Mais, disons-le dès maintenant, les cinèses de *Marsilia*, quoique s'entourant de particularités nouvelles, ne nous montrèrent que des phénomènes observés généralement dans les plantes supérieures, et n'offrirent aucun point de comparaison avec celles de *Spirogyra*. Nous nous contenterons donc simplement de décrire les particularités cinétiques propres aux *Marsilia*.

M. STRASBURGER mit à notre disposition toutes ses préparations de *Marsilia*, et ses conseils nous guidèrent dans leur étude. Aussi nous nous acquittons d'un grand devoir de reconnaissance en le remerciant ici pour sa générosité, en même temps que pour l'amabilité de son accueil, qui rend si attrayant un séjour à son institut.

Tout le matériel utilisé pour ce travail avait été coloré, après fixation préalable par le liquide de FLEMMING, soit par la méthode de triple coloration de FLEMMING, soit par l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN. Aux quelques sections faites par nous-même dans les méristèmes radicaux de *Marsilia*, nous avons uniquement appliqué la méthode de HEIDENHAIN.

(1) STRASBURGER : *Apogamie bei Marsilia;* Flora, Jahrg. 1907, Heft II.

(2) J. BERGHS : *Le noyau et la cinèse de Spirogyra;* La Cellule, t. XXIII, 1r fasc., 1906.

OBSERVATIONS.

Les quelques données [1] que M. Strasburger se borne à signaler concernant le nucléole de *Marsilia* peuvent se résumer comme suit :

1° Dans les cellules au repos, généralement, il n'y a qu'un seul nucléole et celui-ci est volumineux.

2° Dans les cellules en voie de multiplication active, il y a un grand nombre de nucléoles qui semblent se former par la bipartition graduelle d'un nucléole primitif.

3° En dehors des nucléoles, il n'y a dans le noyau qu'un appareil filamenteux très réduit et délicat, peu colorable et portant de minces granulations.

4° Dans les noyaux des jeunes prothalles, les nucléoles ont une apparence moniliforme, semblable à celle prise par les chromosomes.

5° Presque toute la substance colorable du noyau se trouve dans le nucléole. Aussi la chromatine ne constitue-t-elle pas la substance héréditaire; c'est au « Gerüstwerk » du noyau que revient cette prérogative.

Dans la description de nos observations personnelles, nous commencerons par les cinèses des méristèmes radicaux pour passer ensuite à celles des jeunes prothalles.

Cinèses des méristèmes radicaux.

Quand on observe une coupe longitudinale axiale d'un bout de racine de *Marsilia*, ce qui frappe de prime-abord, c'est l'inégalité en volume des différentes cellules et des noyaux correspondants [2]. Des bandes de petites cellules s'insèrent entre les séries constituées d'éléments plus grands. Dans les « Anlagen » des racines latérales que l'on rencontre fréquemment, la cellule apicale tranche toujours par son fort volume au milieu des cellules plus petites qu'elle produit par ses divisions successives, fig. 4.

En second lieu l'attention est attirée par la richesse en substance nucléolaire de tous les noyaux petits ou grands, et par les formes variées sous

---

(1) Strasburger : Op. cit., pp. 173 et seq.

(2) Cette différence de grandeur des cellules et noyaux se remarque aisément à l'inspection de la série de nos dessins. Les phénomènes cinétiques étant les mêmes dans toutes les cellules, nous avons choisi les stades successifs de la division dans des cellules de toute grandeur.

lesquelles cette substance se présente. — Nous ne parlons ici que des noyaux en repos cinétique complet, c'est-à-dire également loin de la télophase et de la prophase, à un stade où la division, si elle doit encore se faire, n'est annoncée par aucun changement des éléments constitutifs du noyau.

Les noyaux de *Marsilia* sont exceptionnellement riches en nucléoles. Cependant la quantité que chaque noyau possède paraît proportionnelle à son volume, FIG. 1, 2, 4. Évidemment, il est impossible de faire des mesures exactes démontrant ce rapport : les différentes profondeurs auxquelles les cellules ont été coupées rendent infructueuse toute tentative de ce genre.

Mais cette relation est tellement obvie que même un observateur non prévenu est frappé par sa constance dans un grand nombre de préparations.

Toutefois il convient de faire ici une réserve et de signaler toute une classe de noyaux, FIG. 3, plus riches encore en matière nucléolaire que ceux dont nous venons de parler. Il est vrai qu'ils appartiennent à des cellules qui ne se diviseront plus et qui s'engagent dans la période de leur différenciation définitive. Ce sont les noyaux portés par les futurs éléments conducteurs de la sève, ascendante ou descendante. Ils s'allongent avec la cellule qui les contient et dans la même direction. Les nucléoles y sont tellement nombreux, qu'ils remplacent tout l'élément chromatique, dont il ne reste plus trace dans la cavité nucléaire, FIG. 3. Tout au plus y observe-t-on encore une substance grisâtre amorphe amassée aux environs de la membrane nucléaire.

Dans les noyaux capables de division ultérieure, si le rapport entre le volume et la quantité de substance nucléolaire qu'ils contiennent est constant, il n'est cependant rien de plus variable que le nombre de nucléoles entre lesquels cette substance est distribuée, et les formes que ceux ci affectent. Les noyaux contenant un ou deux nucléoles ne sont pas rares. Mais généralement on en trouve davantage, de 6 à 10. Ces nucléoles peuvent être tous de mêmes dimensions ou à peu près, FIG. 1, ou bien de dimensions très diverses, FIG. 2, 4. Leur forme n'est pas moins sujette à variations que leur volume et leur nombre, FIG. 1, 2, 4; et souvent, quand il n'y a qu'un nucléole unique, ou un petit nombre seulement, la forme qu'ils affectent est irrégulière, comme si plusieurs petites formations nucléolaires s'étaient réunies et agglomérées en masse, FIG. 2 et 4.

Autour de ces nucléoles, petits ou grands, nombreux ou solitaires, existe toujours le même appareil réticulaire. Les quelques traînées minces

qui le constituent se projettent irrégulièrement dans la place réduite qui leur est laissée par les nucléoles et elles s'anastomosent par de fines trabécules étirées. Elles ne paraissent pas être soudées avec les nucléoles ; elles ne font que s'y appuyer ou passent dans leur voisinage immédiat, FIG. 1, 2, 4. Le réseau est tellement pauvre en substance colorable qu'il faut, lors du montage de la préparation, apporter un soin tout spécial à ne pas extraire de ses trabécules la dernière trace de colorant ; seuls les points nodaux du réseau en gardent quelque peu. Au contraire, les nucléoles fixent la couleur avec avidité et la retiennent avec force. C'est surtout leur couche périphérique qui est sensible à la coloration. Aussi dans une préparation traitée par la méthode de la triple coloration, ils se montrent colorés en rouge dans leur partie centrale et en violet sur les bords. L'hématoxyline de HEIDENHAIN surtout met en évidence ce détail de coloration et nous l'observerons nettement encore plus tard, dans les cinèses des jeunes prothalles : elle colore en noir la portion périphérique et en gris la partie centrale, FIG. 1.

Dans ce fait d'une coloration intense pour les nucléoles, faible et fugace pour le réseau, nous croyons trouver l'indication de la présence abondante de nucléine sur les nucléoles, et, vu le nombre et le volume de ceux-ci, nous pensons qu'ils portent la plus grande partie de la nucléine existant dans le noyau. Une minime quantité seulement imprègne le réseau, et celui-ci est réduit presque à la seule substance achromatophile qui forme son substratum. La plus grande quantité de nucléine imprégnant les nœuds plus épais ou amassés parfois en quelque point amène une résistance locale, un peu plus longue, à la décoloration.

Si maintenant on examine une couronne équatoriale achevée, FIG. 15, on observe, insérés au fuseau, une grande quantité de chromosomes intensément colorables. Ils représentent en volume beaucoup plus que le réseau chromatique qui existait, en dehors des nucléoles, dans les noyaux au repos. D'autre part, on ne retrouve plus de trace des nucléoles ni dans le fuseau ni dans le protoplasme environnant. Comment, aux dépens du réseau quiescent tel que nous l'avons décrit, l'ensemble de ces chromosomes s'est-il formé? et qu'est devenue la substance nucléolaire? En réponse à ces questions nous allons décrire les stades successifs de la prophase, étroitement sériés.

Le premier changement qu'on observe dans le noyau et qui annonce son entrée en cinèse est l'accentuation du réseau. La colorabilité de celui-

ci augmente sans que son épaisseur paraisse s'accroître, FIG. 5 et 6. Bientôt cependant, il s'épaissit, rompt ses fines anastomoses et les retire sur ses trabécules plus épaisses; ses courbures se rectifient et bientôt on se trouve en présence de filaments détachés, nombreux, jetés pêle-mêle dans la cavité nucléaire, FIG. 7. Ce sont les chromosomes déjà, mais longs, encore peu condensés et irréguliers. Ils montrent déjà clairement leur individualité. Il est superflu de dire qu'ils ne sont à aucun moment disposés en un filament continu, le soi-disant spirème : la simple rupture des anastomoses du réseau et la condensation des trabécules plus grosses suffit à mettre bientôt les chromosomes en liberté.

Graduellement les chromosomes s'épaississent et se raccourcissent, acquérant la forme qui les distingue dans leur état définitif, FIG. 8, 9 et 10. A ce stade ils fixent et retiennent la couleur avec force. Leur masse totale est beaucoup plus considérable que la masse totale du réseau d'où ils proviennent.

Pendant que se forment les chromosomes, on voit, à l'extérieur du noyau, le protoplasme ordonner ses fibres en vue de la formation du fuseau, FIG. 9.

Au moment où les bâtonnets définitifs sont presque constitués, FIG. 8 et 9, les nucléoles s'observent encore à l'intérieur de la cavité nucléaire. Leur masse est toujours compacte et ferme, ne montrant aucune tendance à se désagréger. Elle a d'ailleurs été telle pendant toute la durée de la prophase, FIG. 5 à 9. Aussi nous croyons pouvoir dire avec certitude qu'ils n'ont pas donné naissance à des chromosomes par simple fragmentation de leurs corps, ni même par cession de blocs de substance au moyen desquels les chromosomes se seraient élaborés. D'ailleurs pendant toutes les étapes successives de la formation des chromosomes, les nucléoles sont indépendants de ceux-ci. Ils ne sont ni en contact direct intime avec eux, ni en contact indirect par l'intermédiaire de fibres ou de ponts quelconques. Cependant les nucléoles paraissent différents de ce qu'ils étaient au repos. D'abord leur volume semble avoir diminué, FIG. 5, 6, 7. Ensuite leur colorabilité a changé. L'avidité si grande pour les colorants qui caractérisait le nucléole de la cellule quiescente ne s'observe plus : elle appartient maintenant aux bâtonnets.

Quand les chromosomes sont mûrs et que le fuseau s'est ébauché autour du noyau, la membrane nucléaire disparaît et par suite les fibres fusoriales se rapprochent des chromosomes et s'y attachent. Simultanément

avec la disparition de la membrane se fait le mélange du liquide nucléaire avec l'enchylème protoplasmique, et leur insolubilité réciproque prend fin.

Les chromosomes se trouvent bientôt, en même temps que les nucléoles, ramassés au centre de l'ancienne cavité nucléaire en un grumeau assez dense, FIG. 10, 11, 12. Pendant que les chromosomes se disposent en couronne équatoriale, nous voyons la substance nucléolaire se soulever, FIG. 13, et s'éloigner de l'équateur en prenant la forme de gouttelettes allongées, FIG. 14 *a* et *b*, et quand la couronne est entièrement dessinée et prête à se dissocier, on ne retrouve plus aucune trace de substance nucléolaire ni aux environs du fuseau, ni plus loin dans le protoplasme non orienté, FIG. 15 et 16. Cette disparition rapide et complète du nucléole ne peut s'expliquer que par sa dissolution dans le liquide protoplasmique, et non par sa fragmentation.

Arrivés au pôle, les chromosomes se groupent en un tassement polaire. Ils reprennent aussitôt leur activité chimique, ce qui se manifeste par la production du liquide nucléaire. Celui-ci, se déposant entre les chromosomes, les sépare les uns des autres. Ils demeurent toutefois réunis par des anastomoses, résultant en partie de l'étirement qu'ils subissent. En même temps, le liquide nucléaire repousse le protoplasme, comme le ferait une vacuole quelconque, et ainsi se produit la membrane nucléaire, simple Hautschicht du cytoplasme, FIG. 18 et 19. La cavité nucléaire est remplie d'un appareil chromatique étiré, de structure réticulée et intensément colorable. Les trabécules plus épaisses de ce réseau retiennent encore plus ou moins la forme des chromosomes qui leur ont donné naissance, FIG. 19.

Jusqu'en ce moment, on n'observe encore aucune trace de nucléole dans le jeune noyau. Ce n'est que lorsque les trabécules du réseau sont plus minces encore et s'étirent davantage que la substance nucléolaire apparaît sous la forme de gouttelettes irrégulières, nombreuses, surgissant en maints endroits du noyau à la fois, FIG. 20, 21. Dès leur naissance les jeunes nucléoles se montrent indépendants du réseau. De plus, ils s'en distinguent par une colorabilité tout autre. Dans l'hématoxyline, ils demeurent plus pâles malgré leur masse; dans la triple coloration, ils sont colorés en rouge et bien distincts par là du réseau, qui demeure violet. Ils sont donc d'une nature différente de celle de la chromatine, ils ne peuvent être considérés comme produits par la réunion et la soudure des chromosomes. Les nucléoles grossissent rapidement et augmentent leur colorabilité; — au contraire, le réseau nucléaire devient plus mince et s'efface, ne montrant plus

bientôt qu'une affinité médiocre pour les colorants, FIG. 22, 23. On dirait que la chromatine abandonne le réseau pour se reporter sur les nucléoles. De cette façon le noyau quiescent, tel que nous l'avons décrit au début de ce mémoire, est constitué (1).

Cinèse des jeunes prothalles, FIG. 24-32.

Tous les phénomènes cinétiques que nous venons de décrire dans les cellules méristématiques des racines se retrouvent dans les cellules prothalliennes jeunes, sauf quelques variantes, auxquelles nous bornerons notre description.

Il convient d'abord de remarquer que les nucléoles que contiennent les noyaux quiescents des cellules prothalliennes, FIG. 24 et 25, sont plus nombreux et plus considérables encore que ceux que nous avons observés dans les noyaux méristématiques et que le réseau chromosomique paraît encore plus réduit ici. De plus, les nucléoles affectent une forme spéciale, allongée en un ruban irrégulier et sinueux, les faisant ressembler à quelque gros chromosome de *Trillium* ou de *Paris*. Cette forme de nucléoles, on le sait, a déjà été observée par STRASBURGER et, de plus, par FARMER et DIGBY dans les Fougères (2). Cependant la nature nucléolaire de ces formations dans le *Marsilia* ne peut laisser place à aucun doute et on ne peut en aucune façon les considérer comme des fragments chromosomiques : les phénomènes ultérieurs de la cinèse le prouvent. Seul le réseau représente directement les anciens chromosomes et va se transformer directement en chromosomes à la prophase. Mais ici encore presque toute la nucléine se trouve attachée aux nucléoles : le réseau s'en trouve à peu près dépourvu et demeure réduit à son squelette achromatique. La coloration, violente pour les nucléoles, fugace pour le réseau, met fort bien en évidence cette distribution de la nucléine. Elle révèle en même temps la façon dont la nucléine se trouve logée sur les nucléoles. En effet, quand on observe en coupe un de ces longs nucléoles, pareils à des chromosomes, on remarque que la couche périphérique seule montre une grande avidité pour les colorants nucléaires. Cela apparaît nettement après coloration à l'hématoxyline de HEIDENHAIN, FIG. 24.

(1) Toute notre description de la cinèse confirme celle que TH. MARTINS MANO a donnée de la division dans le *Phaseolus* et le *Solanum* (*Nucléole et chromosomes dans le méristème de Solanum et de Phaseolus;* La Cellule, 1904) et celle d'E. ESCOYEZ pour le *Zygnema* (*Le noyau et la caryocinèse chez le Zygnema*; La Cellule, 1907.)

(2) FARMER et DIGBY : *Studies in apospory and apogamy in Ferns;* Ann. of Bot., 1907.

Lorsque les chromosomes s'édifient dans les noyaux que nous étudions maintenant, nous voyons le volume des nucléoles diminuer considérablement. Certes, il semble impossible que la masse entière des chromosomes achevés provienne uniquement du réseau chromatique, par simple condensation de ses travées : en effet, la disproportion est trop grande entre la masse totale des chromosomes définitifs et la quantité de réseau chromatique du noyau quiescent. D'autre part, pendant que les travées du réseau reprennent leur colorabilité et augmentent leur épaisseur, FIG. **26**, on constate que les nucléoles subissent de grands changements : ils creusent davantage leurs flancs, perdent de leur volume et deviennent irréguliers; fréquemment, sous l'influence des réactifs, ils se ramassent avec les chromosomes naissants en un magma très dense. Plus tard, quand les chromosomes sont achevés et se distribuent de nouveau uniformément dans toute la cavité nucléaire, on retrouve les nucléoles fort amoindris et affectant des formes autres qu'au début de la prophase, FIG. **27**, **28**. Cette diminution de volume et ce changement de forme coïncident avec une perte de colorabilité, trahissant une disparition de la matière chromatique. La substance nucléolaire qui persiste après la formation des chromosomes se dissout dans le protoplasme, lors de l'achèvement de la couronne équatoriale, de la façon que nous avons indiquée plus haut pour les cinèses méristématiques, FIG. **29**.

Plus tard, à la télophase, lorsque les chromosomes ont reformé le réseau du jeune noyau, les nucléoles apparaissent de nouveau à l'intérieur des mailles de ce réseau, sans contact avec les trabécules, FIG. **30** et **31**. Ils augmentent rapidement de volume et se montrent bientôt fort chromatophiles. En même temps, on constate, dans le réseau chromosomique, une réduction notable et une colorabilité très faible, si on la compare à celle des nucléoles, FIG. **32**.

Discussion des résultats.

Il nous reste à rechercher, d'après les observations que nous venons de rapporter, la valeur et la signification du nucléole. Mais nous faisons remarquer, dès le début, que nous ne sommes pas en mesure d'apporter, à cette difficile question, une solution complète, même pour notre objet.

Un premier point à trancher est celui de savoir quelle est la *structure* du nucléole. Nous avons décrit, à certaines étapes, des nucléoles montrant

une partie centrale colorée par l'HEIDENHAIN en gris et une portion périphérique teintée en noir. La partie centrale claire représente-t-elle une *vacuole* creusée dans le nucléole, ainsi que cela a lieu dans certains objets [1]; ou bien correspond-elle à un *substratum achromatophile* du nucléole, qui serait imprégné, sur les bords seulement, de matière chromatophile? Nous pensons que cette seconde interprétation est la vraie. En effet, la partie chromatophile ne présente pas la forme annulaire qui devrait se trouver réalisée si elle bordait une vraie vacuole; elle apparait plutôt comme une région périphérique assez mal limitée; de plus, la partie centrale claire n'affecte pas une forme circulaire, mais montre des contours variables; enfin, lorsque le nucléole apparaît à la télophase ou disparait à la métaphase, il présente la même teinte que la partie centrale des nucléoles des noyaux quiescents. Or, les nucléoles de la télophase et de la métaphase sont des corps pleins. Nous pensons donc que le nucléole est formé d'un substratum achromatophile qui peut s'imprégner plus ou moins, et, dans certains cas, seulement à sa partie périphérique, de matière chromatophile.

Le nucléole ainsi constitué représente-t-il, ainsi que plusieurs auteurs l'ont admis, une *aggrégation de certains chromosomes* de la télophase et est-il destiné à se transformer directement en chromosomes à la prophase? Nous avons vu qu'il n'en est rien dans le *Marsilia* et nous confirmons ici, entre autres, les observations de MARTINS dans le *Solanum* et le *Phaseolus*.

Quelle est donc la valeur et la signification des nucléoles? Est-ce une substance de rebut, ainsi que le pense HÆCKER, une réserve de substance fusoriale, ainsi que le pensait autrefois STRASBURGER, une réserve de matière chromatique, ainsi que beaucoup d'auteurs l'ont admis, ou bien enfin, une réserve achromatique et chromatique, ainsi que STRASBURGER le proposait récemment.

D'abord, y a-t-il transport de substance chromatique des chromosomes aux nucléoles et des nucléoles aux chromosomes? Nous avons vu que le nucléole, d'abord achromatophile au moment de son apparition, devient ensuite de plus en plus chromatophile, en même temps que le réseau chromosomique perd sa chromaticité et diminue de dimensions; nous avons vu que le réseau chromosomique quiescent ne peut certainement pas fournir, à lui seul, toute la substance des chromosomes définitifs et que, d'autre

[1] On trouvera la littérature de cette question dans STRASBURGER · *Ontogenie der Zelle seit 1875;* Progressus Rei Botanicæ, 1907.

part, les nucléoles perdent, à la prophase, au moment où s'édifient les chromosomes, leur matière chromatique; nous avons vu enfin que les nucléoles sont formés d'un substratum achromatique, s'imprégnant, pendant le repos, de matière chromatique. Tout cela semble bien indiquer un transport de matière chromatique des chromosomes aux nucléoles et inversement, et cette hypothèse nous semble assez probable.

Seulement, le nucléole, ainsi que nous venons de le rappeler, comporte un *substratum achromatique*. Quelle est sa valeur?

Il faudrait pouvoir trancher le point de savoir si cette substance achromatique joue un rôle dans la vie cellulaire ou nucléaire. Il ne nous semble pas qu'on puisse dire qu'elle sert à l'édification du fuseau. Celui-ci est déjà presqu'entièrement constitué, FIG. 10 et 11, alors que les nucléoles persistent encore très développés, enfermés même encore dans la cavité nucléaire.

Cette matière achromatique serait-elle un déchet de l'activité chimique du noyau? Nous ne trouvons rien de décisif à dire sur cette question. Il faudrait nous semble-t-il, des observations comparées sur les nucléoles dans diverses plantes et dans leurs diverses espèces de cellules.

EXPLICATION DES FIGURES.

Nous nous sommes servi, sauf indication contraire, de l'objectif 1.30, *dist. foc.* 1.5, *de* KORITSKA *et de son oculaire compensateur* 12.

Noyaux des méristèmes radicaux.

FIG. **1**. *Marsilia macra*. Noyau quiescent.

FIG. **2**. *Marsilia Drummondii* Noyau quiescent.

FIG. **3** *Marsilia Drummondii*. Noyau d'une cellule appartenant à un tissu en allongement et en différenciation.

FIG. **4** *Marsilia Drummondii*. Coupe du primordium d'une racine latérale. Grossissement : 1.30 × oc. comp. 6.

FIG. **5** *Marsilia macra*. Début de la prophase. Le réseau chromatique devient plus colorable.

FIG. **6**. *Marsilia Drummondii*. Début de la prophase Stade plus avancé.

FIG. **7**. *Marsilia Drummondii*. Jeunes chromosomes.

FIG. **8**. *Marsilia macra* Chromosomes presque achevés.

FIG **9**. *Marsilia Drummondii*. Chromosomes achevés, début du fuseau. Nucléoles confluents.

FIG. **10**. *Marsilia macra*. Disposition de la membrane nucléaire. Le fuseau se rabat sur les chromosomes.

FIG. **11**. *Marsilia macra*. Disparition de la membrane nucléaire. Fuseau plus avancé.

FIG. **12** *Marsilia Drummondii*. Fuseau presque achevé.

FIG. **13**. *Marsilia macra* Commencement de la dissolution de la masse nucléolaire. Celle-ci se soulève.

FIG. **14** *a* et *b*. *Marsilia macra*. Deux coupes du même noyau montrant la disparition de la substance nucléolaire au stade de la couronne équatoriale.

FIG. **15**. *Marsilia Drummondii*. Couronne équatoriale entièrement achevée. Toute la substance nucléolaire s'est dissoute dans le protoplasme.

FIG. **16**. *Marsilia Drummondii*. Séparation des deux couronnes-filles

FIG. **17**. *Marsilia Drummondii*. Tassement aux pôles des chromosomes-filles.

FIG. **18**. *Marsilia macra*. Formation du réseau chromatique dans les noyaux-filles

FIG **19**. *Marsilia Drummondii*. Stade plus avancé. La substance nucléolaire n'apparait pas encore.

FIG. **20** *Marsilia macra*. Réseau chromatique du jeune noyau. Les nucléoles apparaissent.

FIG **21** *Marsilia macra*. Apparition des jeunes nucléoles : leur soudure en masses plus grandes

FIG. **22**. *Marsilia Drummondii* Accroissement des nucléoles : le réseau chromatique diminue

FIG. **23** *Marsilia Drummondii*. Accroissement des nucléoles : le réseau s'efface davantage et le noyau atteint le stade de repos.

Noyaux des jeunes prothalles.

Marsilia Drummondii, FIG. **24** à **32**.

FIG. **24**. Noyau quiescent du jeune prothalle. Nucléoles très nombreux et très grands. Leurs bords se colorent différemment du centre. - Réseau très réduit.

FIG. **25**. Le réseau chromatique s'accentue. Les nucléoles deviennent irréguliers et paraissent se désorganiser.

FIG **26**. Les chromosomes se préparent. La substance nucléolaire paraît être le siège de transformations.

FIG. **27**. Les chromosomes sont presque achevés La substance nucléolaire a diminué.

FIG. **28**. Chromosomes achevés. La substance nucléolaire n'est plus aussi considérable qu'au stade du noyau quiescent.

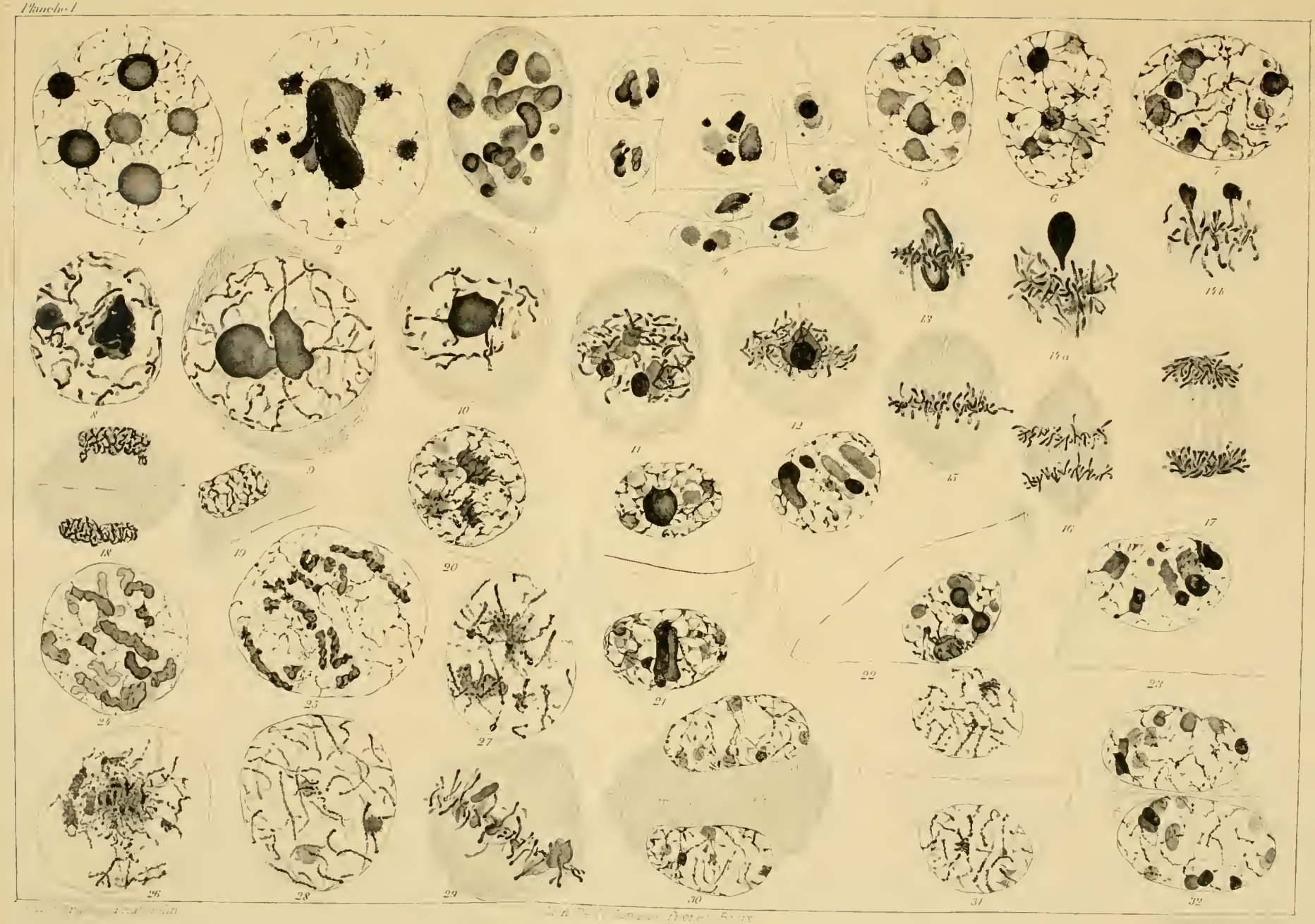
FIG. **29** Expulsion de la substance nucléolaire et dissolution dans le protoplasme.

FIG. **30**. Réapparition des nucléoles dans le jeune noyau.

FIG. **31**. Idem.

FIG **32**. Idem. Stade plus avancé. On voit que les jeunes nucléoles sont indépendants du réseau

Planche I


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14a
14b
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32

F
la sub
F
F
F
F
n'appa
F
appara
F
masses
F
matiqu
F
davant

F
grands
F
liers e
F
le sièg
F
diminu
F
sidéral
F
F
F
F
indépe

Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée?

PAR

Victor GRÉGOIRE

Professeur a l'Université de Louvain.

(Déposé le 19 mars 1908.)

Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée ?

Dans l'article très suggestif qu'il vient de publier en tête de l'« Archiv für Zellforschung » (1), R. Hertwig reprend et développe une interprétation qu'il avait déjà proposée précédemment concernant la signification de l'étape synaptique. Si elle était justifiée, la conception de R. Hertwig entraînerait la nécessité d'orienter dans une toute nouvelle direction les recherches sur les cinèses de maturation, sur le mécanisme de la réduction chromatique et sur les questions qui s'y rattachent. Il importe donc d'en examiner la valeur. Disons tout de suite qu'à notre avis, l'interprétation du savant professeur de Munich ne peut pas être admise. Nous voudrions le montrer rapidement.

Nous désignons sous le nom d'*étape synaptique* les phénomènes prophasiques spéciaux bien connus que l'on retrouve maintenant dans tous les tétradocytes (sporocytes, spermatocytes, ovocytes), mais en faisant abstraction du point de savoir si l'état de ramassement polaire que montre souvent l'élément chromosomique à ce stade, — ramassement que l'on désigne souvent sous le nom de synapsis, — est naturel ou artificiel. L'étape synaptique, indépendamment de toute interprétation théorique, comporte, comme stades principaux, des noyaux leptotènes, des noyaux pachytènes (2), des noyaux strepsitènes ou diplotènes (3).

(1) R. Hertwig : *Ueber neue Probleme der Zellenlehre;* Arch. f. Zellf., Bd. 1, 1, 1908.

(2) Entre le stade leptotène et le stade pachytène se place, d'après nous, un stade capital, celui des noyaux zygotènes (V. Grégoire : *La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux;* La Cellule, 1907). Nous en faisons ici abstraction, parce que nous ne mentionnons que les stades admis par tout le monde.

(3) Nous préférons employer l'expression : *noyaux strepsitènes* plutôt que : *noyaux diplotènes*, parce que la première dénote mieux la caractéristique des aspects de ce stade; en effet, les deux

Cette étape est considérée par la grande majorité des auteurs, — quelle que soit d'ailleurs la façon dont ils interprètent les phénomènes dans le détail, — comme la première étape de la prophase hétérotypique. Ceux qui, comme nous-même, admettent ce que nous avons appelé la *préréduction zygoténique* (1), voient dans les « chromosomes » strepsitènes ou diplotènes des *paires* de chromosomes, des *gemini*, résultant de l'accolement, suivant leur longueur, de deux filaments minces du stade leptotène. Ceux qui, au contraire, admettent la *préréduction par repliement*, donnent aux tronçons strepsitènes la valeur de chromosomes dédoublés par un authentique clivage longitudinal, mais néanmoins bivalents, parce qu'ils sont constitués de deux chromosomes somatiques placés bout à bout et destinés à se replier plus tard l'un sur l'autre. Ceux enfin qui admettent le schéma *eumitotique*, considèrent aussi la dualité des tronçons strepsitènes comme le résultat d'un véritable clivage longitudinal, mais n'adoptent pas l'hypothèse du repliement ultérieur. Les avis sont donc divergents concernant l'interprétation détaillée des phénomènes. Mais, malgré cela, les trois groupes d'auteurs dont nous venons de parler s'accordent à considérer les chromosomes des noyaux strepsitènes comme les futurs chromosomes définitifs de la cinèse hétérotypique; par conséquent, ils voient dans les phénomènes de l'étape synaptique la *préparation des chromosomes hétérotypiques*. Cette phase est, pour eux, la *première étape* de l'*unique prophase* hétérotypique.

R. Hertwig, reprenant une conception autrefois émise par Woltereck, propose une interprétation toute différente, déduite de sa théorie de la « Kernplasmarelation », ce que nous pourrions traduire par « relation nucléoplasmique » ou, mieux peut-être, par « quotient nucléoplasmique (2).

D'après cette théorie, l'accroissement du protoplasme ne peut plus, à partir d'un moment donné, continuer à se réaliser, sans l'intervention d'une division nucléaire, suivie ou non d'une division cellulaire. Voici pourquoi : au sortir d'une cinèse, l'accroissement du protoplasme et celui du noyau ne

---

branches qui, en ce moment, constituent chacun des chromosomes, montrent souvent, dans les plantes comme dans les animaux, un entrelacement assez considérable que l'on ne retrouve que rarement dans les cinèses somatiques.

(1) V. Grégoire : *Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes : individualité, réduction, structure ;* Annales Soc. R. Zool. et Malacol. de Belgique, XLII, 1907.

(2) Cette seconde expression aurait l'avantage de mieux rendre le symbole K/P, employé par R. Hertwig.

marchent pas d'une façon parallèle. Le protoplasme s'accroît, proportionnellement, plus rapidement que le noyau. Le quotient nucléoplasmique K/P tend donc à diminuer. HERTWIG désigne cet état de déséquilibre sous le nom de *tension nucléoplasmique*. Or, ajoute l'auteur, cette tension a pour effet de provoquer un accroissement subit et considérable du noyau et sa division en deux. Il en résulte une « multiplication de la chromatine », qui ramène le quotient nucléoplasmique à sa valeur normale et rétablit l'équilibre nucléoplasmique. On voit donc que, l'accroissement du protoplasme ayant pour effet d'établir une tension nucléoplasmique, celle-ci d'autre part ne pouvant s'équilibrer que par une « multiplication de la chromatine » avec l'intervention d'une caryocinèse, il s'ensuit que l'accroissement du protoplasme ne peut continuer à se réaliser sans l'intervention de divisions nucléaires.

Or, HERTWIG fait remarquer lui-même que l'accroissement du protoplasme dans les cellules-mères d'éléments sexuels, principalement dans les ovocytes, semble apporter à cette conception une grave objection. Le noyau en effet ne se divise pas pendant que se fait cet accroissement, souvent très considérable.

Pour mettre cela en harmonie avec sa théorie, HERTWIG recherche si, dans l'accroissement de l'ovocyte et en général des cellules-mères des éléments sexuels animaux, il n'existe pas des phénomènes qui comporteraient une équilibration de la tension nucléoplasmique par une multiplication de la chromatine, mais sans l'intervention de véritables divisions nucléaires.

C'est une pareille signification que le savant professeur de Munich attribue à l'étape synaptique, à la formation des noyaux diplotènes ou strepsitènes. Il est porté à y voir une « *tentative de bipartition* » demeurant infructueuse, mais ayant néanmoins, au point de vue de la « multiplication de la chromatine », le même effet qu'une cinèse effective.

Pour bien mesurer la portée de l'interprétation de HERTWIG, il faut remarquer que, dans la pensée de l'auteur, la prophase synaptique est véritablement une *cinèse avortée* (eine Abortivteilung). Il en résulterait, pour ne considérer que l'ovogénèse, que les chromosomes strepsitènes, qui se sont formés avant l'accroissement de l'ovocyte, ne persistent pas, dans leur autonomie, à travers cet accroissement, pour devenir ensuite les chromosomes définitifs de la cinèse hétérotypique. En d'autres termes, dans cette façon de voir, l'étape synaptique ne prépare pas du tout les chromosomes définitifs de la cinèse hétérotypique. Que telle soit bien la portée de l'opinion de

Hertwig, c'est ce que montre son texte lui-même; c'est de plus l'avis formel de Popoff, élève de R. Hertwig. Étudiant l'ovogénèse de la *Paludina* [1], Popoff décrit, à la fin de l'étape synaptique, avant l'accroissement, des chromosomes doubles, assez longs, qu'il considère comme des tétrades; d'autre part, après le grand accroissement de l'ovocyte, à la veille de la métaphase, il décrit des chromosomes doubles plus trapus, qu'il considère encore comme des tétrades. Or, d'après l'auteur, il n'y a, entre ces deux sortes de chromosomes, aucun lien. Les tétrades des noyaux diplotènes se désagrègent complétement, elles rentrent dans une disposition analogue à celle qui a précédé les noyaux leptotènes; les tétrades de la métaphase hétérotypique sont donc de nouvelles formations, résultat d'une nouvelle prophase.

Une pareille interprétation de l'étape synaptique, ou si l'on veut, des noyaux diplotènes, nous semble, pour *toute tétradogénèse* (sporogénèse, spermatogénèse, ovogénèse), absolument contredite par les faits et cela quoi qu'il en soit de la théorie générale du quotient nucléoplasmique que nous ne voulons en aucune façon discuter ici. Il est à nos yeux évident que les chromosomes strepsitènes de la fin de l'étape synaptique sont les futurs chromosomes de la métaphase hétérotypique; que, par conséquent, l'étape synaptique n'a pas et ne peut pas avoir le sens d'une cinèse avortée, mais qu'elle constitue la *préparation des chromosomes hétérotypiques;* elle représente la *première étape* de *l'unique et véritable prophase de la cinèse hétérotypique.* C'est ce que nous allons montrer maintenant.

I. Spermatogénèse et sporogénèse.

D'abord, si nous ne considérons que la spermatogénèse animale et la tétrasporogénèse végétale, dans lesquelles l'étape synaptique est absolument identique à ce qu'elle est dans l'ovogénèse animale, la conclusion que nous venons d'énoncer est évidente. En effet, il n'y a ici aucune discontinuité, même apparente, dans les phénomènes d'édification chromosomique, qui vont depuis le stade leptotène jusqu'aux chromosomes définitifs de la diacinèse. Au stade strepsinema, fait immédiatement suite, dans la grande majorité des cas, le stade où les chromosomes acquièrent leur constitution et leurs formes définitives et, ainsi, on peut voir sans aucune interruption,

---

[1] M. Popoff : *Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix*; Arch. f. mikr. Anat., 70, 1907.

les chromosomes strepsitènes devenir, graduellement, les chromosomes diacinétiques. Cette constatation, il faut le remarquer, est absolument indépendante de l'opinion qu'on peut adopter touchant la nature intime des phénomènes, c'est-à-dire touchant le point de savoir quelle est la valeur des chromosomes définitifs.

Pour faire saisir la vérité de ce que nous venons de dire, nous croyons intéressant d'insister ici sur la description que vient de donner WASSILIEFF pour la spermatogénèse de la Blatte [1]. L'auteur, élève de R. HERTWIG, admet, comme son maître, la nécessité de trouver, durant la période d'accroissement du spermatocyte I, des traces d'une caryocinèse avortée. D'autre part, il décrit, dans son objet, une étape synaptique absolument typique. Or, contrairement à R. HERTWIG, ce n'est pas dans les aspects de l'étape synaptique qu'il trouve les restes d'une cinèse avortée; il les interprète, au contraire, de la même façon que la plupart des auteurs : il y voit la vraie prophase de la cinèse hétérotypique et il y trouve même la réalisation de la pseudoréduction. Les indices d'une cinèse avortée se trouvent, d'après lui, ainsi que nous le verrons plus tard, à un stade beaucoup antérieur, précédant les noyaux leptotènes [2].

Cette remarque tend à confirmer, nous semble-t-il, la nécessité de considérer l'étape synaptique de la spermatogénèse et de la sporogénèse comme le début de la vraie prophase hétérotypique.

Ce qui montre encore, d'une façon frappante, l'impossibilité d'appliquer à ces deux genèses l'idée de R. HERTWIG, c'est que, en réalité, dans la sporogénèse comme dans la spermatogénèse, l'accroissement du protoplasme, qui, si la conception de HERTWIG était vraie, devrait prendre un nouvel essor après l'étape synaptique, se trouve au contraire définitivement terminé au moment où se réalisent les stades pachytène et strepsitène. On s'en convainc aisément en examinant les figures des nombreux mémoires récents sur la tétrasporogénèse et sur la spermatogénèse.

Il est donc impossible de donner, dans la spermatogénèse et la sporogénèse, à l'étape synaptique, la signification d'une cinèse avortée et, de ce

---

(1) A. WASSILIEFF : *Die Spermatogenese von Blatta germanica* : Arch. f. mikr. Anat., 70, 1907.

(2) Il faut noter ici une contradiction entre HERTWIG et WASSILIEFF. HERTWIG écrit en effet : « Als ich die Gelegenheit hatte die schönen Präparate der Herren Dr POPOFF und Dr WASSILIEFF über *das diplotaene Stadium* bei den Eiern von Paludina und den Hodenzellen von Periplaneta kennen zu lernen, wurde ich darauf geführt *dieses äusserst interessante Stadium* als Zeichen einer Abortivteilung aufzufassen. » (C'est nous qui soulignons.)

chef, l'interprétation de R. Hertwig, en tant que s'appliquant à toute étape synaptique indistinctement, est inadmissible.

II. Ovogénèse.

Le seul appui apparent que la conception de Hertwig pourrait revendiquer se trouverait dans l'ovogénèse. En effet, au cours de l'accroissement de l'ovocyte, les chromosomes, après avoir atteint le stade diplotène, paraissent subir un mouvement de régression; ils semblent se désorganiser complétement. Mais nous allons montrer que la conception de Hertwig ne peut pas s'appliquer même à l'ovogénèse.

1. Notons en premier lieu que, dans l'ovogénèse comme dans toutes les autres tétradogénèses, l'étape synaptique est totalement différente de la prophase d'une cinèse somatique, avec laquelle il faudrait cependant, d'après nos auteurs, la confondre. Dans les prophases somatiques, le réseau nucléaire se découpe en des bandes réticulées ou en des tronçons irréguliers, qui, simplement en continuant leur condensation et leur concentration, arrivent à former des rubans chromosomiques homogènes. Ici, au contraire, en nous en tenant aux seuls stades indiscutés, on voit d'abord le réseau nucléaire se transformer en un ensemble de filaments minces (noyaux leptotènes), souvent orientés d'une façon spéciale dans la cavité nucléaire. A cela fait suite un stade montrant des anses épaisses, orientées assez souvent en un bouquet (noyaux pachytènes). Vient enfin un stade de noyaux strepsitènes, où les anses sont constituées de deux filaments entrelacés et montrant, entre eux, de notables écartements. Ce sont là des aspects et des dispositions qui ne peuvent en rien passer pour une cinèse somatique. Il faut, en toute hypothèse, quelle que soit l'interprétation à laquelle on se range touchant la signification intime des phénomènes de l'étape synaptique, la considérer comme une particularité des cinèses cytaires, leur appartenant en propre et réclamant une explication spéciale, et non pas comme l'ébauche inopérante d'une cinèse somatique.

D'autre part, si réellement l'étape synaptique représentait bien une cinèse avortée, il faudrait, après l'accroissement, trouver les stades successifs de la préparation des chromosomes doubles [1] de la cinèse hétérotypique.

[1] Nous voulons ici signifier simplement, par là, des chromosomes constitués de deux branches plus ou moins entrelacées.

Or, cela ne s'observe pas, même dans les ovocytes assez nombreux où les chromosomes strepsitènes paraissent se désorganiser durant l'accroissement. On voit toujours, après l'accroissement, les « chromosomes » hétérotypiques apparaître, d'emblée, tout constitués, formés de deux branches. C'est ainsi que, même dans la *Paludina*, Popoff n'a pas pu trouver de stades de formation de ses tétrades définitives. Il n'observe celles-ci que toutes constituées. On peut admettre, dira-t-on, que les phénomènes sont très rapides. Néanmoins, ils ne peuvent pas l'être au point que l'on n'observe jamais, après l'accroissement, les stades de l'élaboration des chromosomes aux dépens d'un réseau, stades qui devraient nécessairement prendre un certain temps. Cette rapidité dans l'apparition, après l'accroissement, de chromosomes déjà doubles ne s'explique qu'en admettant que ceux-ci n'ont plus eu à se former, et qu'ils avaient été édifiés déjà, dès avant l'accroissement, lors de l'étape synaptique.

Mais les raisons que nous avons maintenant à faire valoir sont bien plus décisives.

2. Comparons l'ovogénèse avec les autres tétradogénèses en ce qui concerne l'étape synaptique et en faisant abstraction, pour le moment, de la signification intime des phénomènes de cette période, c'est-à dire en faisant abstraction du point de savoir s'il s'y produit réellement une conjugaison, deux à deux, des chromosomes parentaux. Nous constaterons deux choses.

En premier lieu, les grandes étapes de la période synaptique sont essentiellement identiques non seulement dans toutes les ovogénèses les mieux étudiées, mais aussi dans toutes les autres tétradogénèses, les spermatogénèses animales et les sporogénèses végétales. On retrouve partout les stades de noyaux leptotènes, de noyaux pachytènes, de noyaux strepsitènes. D'un autre côté, on retrouve partout aussi les mêmes formes de chromosomes doubles tout à la fin de la prophase hétérotypique, c'est-à-dire au moment où va se constituer le fuseau de la première cinèse.

En second lieu, nous constatons que les stades de la période synaptique et les aspects des chromosomes définitifs sont absolument caractéristiques des cinèses de maturation. On ne les retrouve pas dans les cinèses somatiques.

De ces deux constatations que faut-il conclure? C'est que, au point de vue des aspects tout particuliers de la période synaptique et des chromosomes hétérotypiques définitifs, c'est-à-dire au point de vue des phénomènes

tout spéciaux qui caractérisent l'évolution nucléaire des tétradocytes ou gonotokontes, il existe une ressemblance parfaite, même une identité absolue entre l'ovogénèse et les autres tétradogénèses.

Cela étant, il est impossible de ne pas admettre que ces phénomènes ont, dans l'ovogénèse, la même signification que dans la sporogénèse et la spermatogénèse. Cela d'ailleurs ne serait pas nié par R. Hertwig, puisqu'il applique son hypothèse, d'une façon générale, aux phénomènes de l'étape synaptique, sans distinguer entre ovogénèse et spermatogénèse.

Or, dans la sporogénèse et la spermatogénèse, ainsi que nous venons de le rappeler, la période synaptique ne peut, en aucune façon, avoir le sens d'une cinèse avortée; elle représente, à toute évidence, la première étape de l'unique prophase de la cinèse hétérotypique. Par conséquent, il en est ainsi également dans l'ovogénèse. La seule différence qui existe, au point de vue des chromosomes, entre l'ovogénèse et la spermatogénèse, c'est que, dans celle-ci, l'évolution des chromosomes en formation est continue, tandis que dans l'ovogénèse elle est, pendant un temps plus ou moins long, interrompue par le travail d'accroissement du protoplasme.

En d'autres termes, dans l'ovogénèse, ainsi que dans les autres tétradogénèses, ce qui fait immédiatement suite au dernier repos gonial, c'est la *prophase de la cinèse hétérotypique*. Cette prophase parcourt d'abord un certain nombre de ses phases caractéristiques, constituant l'étape synaptique, jusqu'à la constitution de chromosomes strepsitènes ou diplotènes. Puis, elle subit un temps d'arrêt plus ou moins long, pour *s'achever* ensuite après l'accroissement de l'ovocyte. Il y a donc là *une même et unique prophase*, coupée en deux grandes étapes par l'intercalation de la période d'accroissement.

3. D'ailleurs, l'examen de la période d'accroissement de l'ovocyte en elle-même confirme ce que nous venons de dire.

D'abord, il ne manque pas d'ovogénèses dans lesquelles, — non moins que dans la spermatogénèse ou la sporogénèse, — on peut suivre, sans interruption, l'évolution des chromosomes hétérotypiques, depuis la prophase synaptique jusqu'à la métaphase de la première figure de maturation. Durant l'accroissement ovocytaire, il ne se produit même pas de dislocation apparente des chromosomes doubles du stade strepsitène; ceux-ci, au contraire, persistent nettement, constitués de leurs deux branches entrelacées; ils ne subissent d'autre modification qu'une certaine déconcentration, une

certaine expansion de leur structure et on les voit devenir les chromosomes définitifs de la cinèse hétérotypique. Citons, *entre autres*, les ovocytes de *Sagitta* (Stevens), de *Pedicellina* (Dublin), de *Cyclops* (Lerat), de *Clavellina*, *Ammodytes*, *Trigla*, *Esox*, *Gobius* (Maréchal), etc.

Dans ces cas, par conséquent, il est bien clair que l'étape synaptique d'avant l'accroissement prépare les chromosomes hétérotypiques. Donc cela est vrai de toute ovogénèse, car il est évident que les phénomènes synaptiques, identiques dans toutes les ovogénèses, doivent avoir, dans toutes, une portée identique.

De plus, si nous considérons les aspects variés présentés durant l'accroissement par la vésicule germinative des différentes espèces ou des différents groupes animaux, nous trouverons que, entre le cas extrême où les chromosomes strepsitènes persistent nettement durant toute la période d'accroissement et l'autre cas extrême où ils paraissent se désorganiser complétement au début de cette période, il existe toute une série de dispositions intermédiaires, consistant en des modifications plus ou moins considérables subies par les chromosomes doubles [1]. Cette série de formes transitionnelles confirme une fois de plus l'identité essentielle des structures possédées par les vésicules germinatives des différents ovocytes; elle confirme que, nulle part, il ne se produit une désorganisation des chromosomes strepsitènes, mais que ceux-ci sont bien, au contraire, les futurs chromosomes hétérotypiques.

Pour ces différentes raisons, il faut conclure que l'interprétation de R. Hertwig, certainement inadmissible pour la spermatogénèse et la sporogénèse, ne l'est pas moins pour l'ovogénèse elle-même.

La conclusion que nous venons de formuler d'après l'examen des différentes tétradogénèses demeure vraie quelle que soit l'interprétation que l'on adopte sur l'intervention de l'étape synaptique dans l'accomplissement de la réduction chromosomique. Seulement, si, comme nous l'admettons, cette étape a bien réellement pour effet de conjuguer deux à deux les chromosomes somatiques, de les grouper ainsi en des *gemini* (pseudoréduction), dont la dissociation, par le jeu de la cinèse hétérotypique, effectuera la réduction véritable, alors, il devient encore plus clair que les phénomènes

---

[1] Nous renvoyons, pour ce point, au travail très documenté de notre élève, J. Maréchal : *L'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres Chordates*; La Cellule, XXIV, 1907.

synaptiques représentent *la première étape de la prophase réductionnelle* et ne peuvent en aucune façon correspondre à une cinèse avortée.

Wassilieff, dans la spermatogénèse de la Blatte, place ailleurs que dans l'étape synaptique les indices d'une cinèse avortée. C'est avant le stade même de noyaux leptotènes qu'il pense les trouver. Les premières transformations du réseau chromatique quiescent, dit-il, ne sont pas différentes dans les spermatocytes de ce qu'elles sont dans les spermatogonies. Cette évolution nucléaire commune aux deux sortes de cellules va jusqu'au moment où se sont formés, dans le noyau, des blocs chromatiques bien isolés, mieux définis toutefois dans les spermatocytes et y donnant l'illusion de tétrades. Seulement, tandis que, dans les spermatogonies, ces blocs deviennent tout de suite les chromosomes définitifs, au contraire, dans les spermatocytes, ils subissent une *transformation régressive* que Wassilieff définit comme une « pulvérisation de la chromatine ». Ce stade de « chromatine pulvérisée » serait alors suivi de la série des stades leptotène, pachytène, diplotène. C'est dans cette formation de blocs chromatiques, *représentant des chromosomes*, suivie de leur désorganisation en « poussière chromatique », que l'auteur trouve la trace d'une cinèse avortée.

N'ayant pas observé nous-même l'objet étudié par Wassilieff, nous ne voudrions pas critiquer la description qu'il en donne. Nous voulons seulement présenter deux remarques au sujet de l'interprétation de l'auteur et de son application éventuelle à d'autres objets.

En premier lieu, on pourrait citer un grand nombre de spermatogénèses dans lesquelles on a étudié toute l'évolution du noyau spermatocytaire à partir du dernier repos gonial et dans lesquelles cependant on n'a pas observé la pulvérisation chromatique décrite par Wassilieff. Dans ces spermatogénèses, la structure chromatique du noyau cytaire quiescent, — structure qui se rattache directement à la télophase de la dernière cinèse spermatogoniale, — se transforme elle-même, au début de l'étape synaptique, en les filaments minces des noyaux leptotènes, sans s'être au préalable désorganisée en une poussière chromatique. Ce que nous disons de la spermatogénèse, il faut l'appliquer au même titre à de très nombreuses sporogénèses végétales, complétement étudiées elles aussi. Le principal appui de l'hypothèse de Wassilieff, — la pulvérisation de la chromatine, — ne se retrouve donc pas dans ces objets. Il y a plus : les spermatocytes et les sporocytes dont nous parlons subissent leur accroissement de la même façon

que les spermatocytes de la Blatte et par conséquent, si l'interprétation de Wassilieff était vraie, on devrait retrouver chez eux aussi le stade de pulvérisation chromatique. Non seulement donc ils n'appuient pas la conception de Wassilieff, mais même ils la contredisent.

En second lieu, l'apparition, préalablement au stade leptotène, de blocs chromatiques ou de formations analogues se retrouve dans d'autres objets, mais elle ne fournit pas non plus d'argument à l'interprétation de Wassilieff.

Nous avons, en 1903, montré que dans les divisions somatiques, *la première transformation cinétique* du réseau nucléaire consiste en ce que celui-ci se découpe, pour ainsi dire, en tranches, en « bandes chromosomiques » réticulées ou bien en des formations homologues. A. et K. Schreiner ont ensuite retrouvé de semblables « bandes » non seulement dans les cinèses spermatogoniales, mais aussi dans la prophase hétérotypique. Nous les avons nous-même observées dans les sporocytes de diverses plantes. Ces bandes, — ou des formations homologues, — représentent simplement, dans les deux sortes de cinèses, la *première étape* de la transformation du réseau en chromosomes.

Or, les blocs chromatiques de Wassilieff sont homologues de ces bandes, ils ont la même valeur : ils représentent eux aussi *non pas des chromosomes à peu près définitifs*, mais simplement la toute première ébauche des chromosomes, la *première phase de leur édification*. Les phénomènes qu'ils subissent dans la suite ne constituent pas une régression de *chromosomes*, mais l'évolution progressive d'*ébauches* chromosomiques.

Avant de conclure, encore un mot au sujet d'un point touché dans la note de R. Hertwig. Le savant professeur de Munich semble admettre que la période d'accroissement du spermatocyte est tout à fait homologue de la période d'accroissement de l'ovocyte. Nous pensons qu'il y a lieu de distinguer. L'accroissement du spermatocyte non seulement est bien moins considérable que celui de l'ovocyte, mais encore il ne correspond, *tout entier*, qu'à *une portion*, à *une période bien définie* de l'accroissement de l'ovocyte. En effet, l'accroissement du spermatocyte, ainsi que nous l'avons rappelé plus haut, est terminé lors de la fin de la prophase synaptique, au stade diplotène. Au contraire, c'est seulement à partir de ce moment que l'accroissement de l'ovocyte prend son grand développement.

Aussi faut-il distinguer, dans l'accroissement de l'ovocyte, deux périodes :

la première qu'on pourrait appeler l'*accroissement initial*, correspond à *tout l'accroissement* des spermatocytes et des sporocytes (sauf le cas de la macrospore dans certaines Phanérogames et quelques cas de spermatogénèse). Cet accroissement est peu considérable et c'est pendant cette période que s'accomplit l'étape synaptique, que se forment les gemini chromosomiques et que s'établit la pseudoréduction. La seconde période pourrait s'appeler le *grand accroissement* de l'ovocyte. Elle appartient en propre à l'ovogénèse et n'a pas de correspondant dans les autres tétradogénèses (sauf les exceptions indiquées plus haut). Elle comporte, d'un côté, un accroissement très considérable du protoplasme, la formation du vitellus nutritif et, d'autre part, l'entrée du noyau dans la disposition relâchée que l'on désigne sous le nom de « vésicule germinative ».

Aussi avons-nous proposé récemment [1] de modifier ou mieux de compléter, fig. A, le schéma de l'ovogénèse donné autrefois par Boveri. Le triangle noir qui indique l'accroissement de la cellule cytaire serait, dans l'ovogénèse, composé de deux portions, l'une assez étroite, indiquant l'*accroissement initial* et correspondant à tout le triangle de la spermatogénèse; l'autre, plus élargie et indiquant le *grand accroissement* propre à l'ovogénèse.

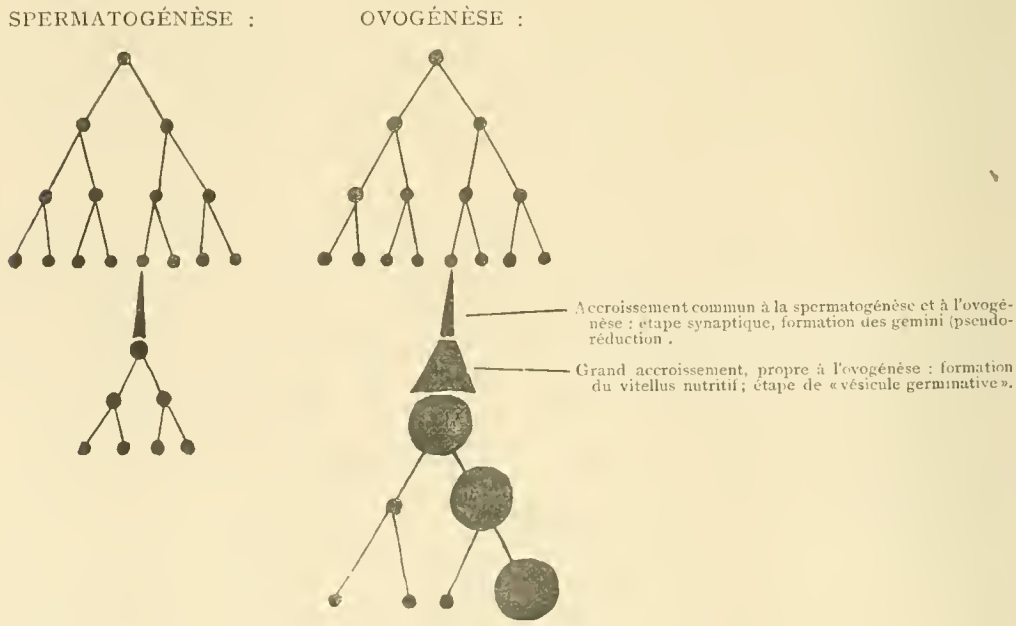


Fig. A.

[1] V. Grégoire : *Les fondements cytologiques* etc..., v. plus haut.

Nous pouvons conclure cette note en disant que *l'étape synaptique ne peut pas représenter une caryocinèse avortée : elle constitue la première étape* — à notre avis, *l'étape fondamentale, — de la prophase hétérotypique ou réductionnelle.*

Some Points in the Structure

of the Larva of Lanice conchilega

BY

Geo. A. Elrington. D. Sc. F. L. S.

(Memoir received 15. June 1908.)

SOME POINTS IN THE STRUCTURE

OF THE LARVA OF LANICE CONCHILEGA

INTRODUCTION.

The tubicolous polychæte worm *Lanice conchilega*, during its early development passes through a larval stage which like all the larvæ of the group, is pelagic in habit. These pelagic larvæ present however the remarkable character of being enclosed very early in a thin transparent tube. They are a very common constituent of the plankton collected with the townet along the Belgian coast and may be found in quantity in the vicinity of all sandy coasts and even in the central part of the North sea.

Although this larva has been known for a considerable time, doubt was thrown on its identity by GIARD (1878).

For reasons which will be mentioned presently, GIARD considered this form to be an entirely new species of polychæte and named it *Wartelia gonotheca*.

More recently NORDENSKIOLD (1901) has given an incomplete description of this larva under the title of *Wartelia gonotheca*, without however entirely endorsing GIARD's opinion, that it is a distinct species.

The earliest account of this larva is that given by CLAPAREDE (1863), who described it very fully at various stages of development, the description and drawings are however limited to external characters.

CUNNINGHAM and RAMAGE (1888) also give a short description and a drawing of the larva.

Our own observations agree in the main with these descriptions, and

we have no hesitation in admitting the identity of the form we have studied with the larva described by the above mentioned authors.

Then remain nevertheless certain points connected with the internal organization of the larva, which have not as yet been recorded, and others again which have been, as we believe, erroneously interpreted.

The following observations have been made with the view of filling up some of the gaps in our knowledge of the life history of one of our common species of *Polychæta*. We are indebted to Professor G. Gilson for the specimens of this larva, which were obtained by him from the samples of plankton collected during his expeditions in the southern part of the North sea.

GENERAL STRUCTURE.

External form. The general structure of the larva of *Lanice conchilega* is sufficiently well known, so that a brief description only is necessary in order to show that our specimens correspond to those already described with more detail by other writers.

The larvæ measured on an average 1 mm. in length, and were composed of about 30 segments. The body is cylindrical, the anterior region being of greater diameter than the posterior, which tapers off to a blunt point, and terminates in four papillæ, in the centre of which is the anal aperture. The position of the mouth is terminal. The prostomium bears a row of tentacles varying in number from three to five, a condition which apparently depends upon the progress of development. The middle tentacle is usually longer than the others. The ventral surface of each tentacle has a ciliated longitudinal groove extending from the base to the extremity.

The first 17 segments are furnished with bundles of fine capillary setæ. These are not to be found on the posterior segments. Uncini are present on all the segments, but differ in appearance in the anterior and posterior regions of the body, those of the anterior region have the form and arrangement characteristic of the adult worm, but in the posterior region they are represented by a few small hooks placed at the extremity of a protuberance, called by Claparede the ventral cirrus (Bauchcirrus).

A pair of pigmented eyespots may be seen on the dorsal surface of the head, and behind them, on either side of the first segment is an otocyst. On examining sections through this part, we found that the otocysts communicate with the exterior by means of a narrow duct.

The otocysts were first observed in this larva by CLAPAREDE, who considered them to be a quite uncommon feature, the only other *Polychæta* then known to possess these organs being *Arenicola*. Since then however they have been discovered in several other species, and a full account of them was given recently by FAUVEL (1907).

Internal structure. The alimentary canal consists of an œsophagus, a stomach and an intestine. The mouth leads directly into the œsophagus, which is long and narrow and ciliated. A large number of mucous cells are distributed between the epithelial cells of the lining of the œsophagus.

The stomach is voluminous, and forms the greater part of the alimentary canal. It is bent over on itself, so that the alimentary canal is twisted into a loop, a condition which disappears in the adult state.

The cells forming the epithelial lining of the stomach are to a large extent vacuolated, and in many instances were found to be infested with a species of microorganism.

The food of the larva, we may mention incidentally, consists mainly of Diatoms, among which we noticed principally *Chætoceros* and *Biddulphia*.

The stomach leads into the terminal section of the alimentary canal, which forms the intestine and which, like the œsophagus, is lined throughout with ciliated epithelium.

The segmentation of the coelom is incomplete, one septum only exists in the anterior region of the body cavity, the middle region containing the gastric part of the alimentary canal is undivided.

A series of septa, corresponding with the external segmentation, are however present in the posterior region of the coelom which is traversed by the intestine.

As in the adult *Lanice*, a mass of glandular tissue arises from the ventral wall of the coelom, in the anterior part of the body. This tissue surrounds the ventral nerve cord and seems by its upward growth to push the œsophagus upwards with it.

The *nervous system* consists of a cerebral mass of nerve tissue situated in the head, above the œsophagus. An œsophagial commissure connects this mass with the ventral nerve cord, which extends some distance towards the posterior end of the body, without completely reaching the extremity.

Blood vessels. We have not found any traces of blood vessels in the larva at this stage.

PERSONAL OBSERVATIONS.

Buccal organ. Passing now to those features in the structure of the larva which have been the object of special investigation on our part, we would, in the first place, draw the attention of the reader to an organ situated in the floor of the mouth, which we have called the buccal organ, FIG. 1 and 2.

On the inner side of the lower lip is a pocket shaped invagination, the mouth of which is placed transversely. The lining of this pocket is not ciliated like the other parts of the mouth, but consists merely of a thin membrane, beneath which is a layer of granules, which are stained deeply by hæmatoxylin.

Bands of muscle fibres are attached to this membrane and extend inwards in a perpendicular direction until they meet and become mingled with a circular band of muscle fibres situated a short distance beneath the surface of the invagination.

The position of these two sets of muscle fibres can be seen by referring to FIG. 2. The circular band of muscles extends from the front to the back of the organ, forming with the perpendicular muscles a crescent shaped structure. From the base of the organ, a band of muscle travels backwards and becomes connected with the ventral muscles of the body.

The outer or anterior cap of the pocket is marked by a strip of columnar epithelium, FIG. 2, the cells of which are arranged in a very regular manner, and have well defined nuclei. Granulations are abundant in these cells, particularly near the surface.

This muscular structure appears to be the foundation of the bilobed buccal organ of the adult *Lanice*, FIG. 3, and other species of *Terebellids*. WATSON (1890) has shown that the neighbouring species *Terebella littoralis* collects the particles of sand and other materials wherewith it constructs its tube, by means of its tentacles, and draws them towards the prostomium, and thus transfers them to the lips, where they are rolled over within the mouth, and covered with a white transparent cement. During this process a bilobed organ is seen to protract from the lower lip.

The "lippen-organ" of *Owenia filiformis* described first of all by VON DRASCHE and afterwards by WATSON (1900), acts in a similar manner and is said also to secrete a mucous substance or cement, in order to bind the building materials together. From the analogy between the processes in these two species of tube building *Polychæta*, WATSON concluded that a buccal gland existed in the lower lip of *Terebella* and *Lanice*, which produced the cement required in the formation of the tube, and he has suggested that this gland is the bilobed organ which is occasionally seen protruded from the mouth.

After a careful examination of a series of sections through the head of *Lanice conchilega*, we have come to the conclusion that this bilobed organ is not a glandular, but a purely muscular organ. The sections were lightly stained with DELAFIELDS hæmatoxylin in the first instance, then with acid fuchsin, and finally with methylene blue. By this method the faintest traces of mucin are readily shown. We found that an abundant quantity of mucin is secreted in other parts of the mouth, and externally in the prostomium, but no trace of a secretion was visible in the epithelium forming the external covering of the muscular buccal organ. Just behind the buccal organ is a glandular crypt, the walls of which contain a large number of mucous secreting cells, which probably produce a part of the cement used in the building operations.

Dorsal gland. A more interesting feature in the structure of our larva, is a large gland situated in the anterior region immediately behind the supraœsophageal ganglion. This gland has been described in various manners. CLAPAREDE in his description of this larva noticed a group of large cells in the region of the head, and took them to be brain cells. They are very visible by transparence, and can also be seen in larvæ younger than those we have actually investigated. CUNNINGHAM and RAMAGE, in their description, make no mention of these cells, nor do they figure in their drawing of the larva.

The species of annelid described by GIARD (1878) under the name *Wartelia gonotheca*, and which was discovered at Wimereux among the branches of the hydrozoan *Laomedea gelatinosa*, is probably, as FAUVEL has recently pointed out, none other than the larva of *Lanice conchilega*. GIARD himself admits a close resemblance to the larva described by CLAPAREDE, but bases his belief, that the form in question is not the larva of *Lanice* but an adult annelid belonging to a distinct group, mainly on the

supposition that the so-called brain cells of CLAPAREDE are in reality ova, and he further ascribes the fact of the worm inhabiting a transparent tube to mimicry, a fact which he signalizes by giving the worm the specific name *gonotheca*.

NORDENSKIOLD (1901) adopts GIARD's opinion concerning the nature of these cells, and states that they are ova, but at the same time he points out that the animal possesses many larval characters, and he further adds that although he examined very many individuals of the species he never found any males, that is to say he never found any individuals which did not possess these curious cells.

Taking these facts into consideration, NORDENSKIOLD refrains from adopting unreservedly GIARD's opinion that the so-called *Wartelia* is a distinct species.

We may mention here that neither GIARD nor NORDENSKIOLD give any reason for asserting these cells to be ova, with which they possess few points in common.

The reasons we have for believing these cells to be of a glandular nature, are based not only on their structure, but more particularly on their reactions to certain stains. The general appearance of the gland is that of an aggregate of large pear shaped cells, FIG. **4**, **5**, **6**, the thin ends of which are directed upwards and forwards in the dorsal direction, and converge so as to form an opening in the mid-dorsal line near the anterior end of the body. The position of the gland in relation to other structures will be seen by referring to FIG. **4**, which represents a horizontal section of the larva. In front of the gland is a mass of nerve tissue forming the cerebral ganglion, whilst fast behind are the first pair of nephridial organs, and the anterior septum.

The dorsal aperture of the gland is shown in transverse section in FIG. **5**. In the same figure two large cells are shown lying one on either side immediately beneath the body wall.

These cells are of the same nature as those constituting the dorsal gland, but do not form part of it, but open independently at the anterior end of the body on either side of the mouth.

Finer structure. The cells present a reticular structure, the network varying in density in different cells, in some instances a cell appears to be almost empty. The nucleus, FIG. **6**, *nu*, is a small round body having the appearance more of a nucleolus than of a nucleus, a condition which we

are inclined to think is due to the fixation. The nucleus is surrounded by a limited amount of cytoplasm, which by the use of appropriate stains can be differentiated from the remaining contents of the cell.

Staining reaction. Some of the sections were stained according to the iron hæmatoxylin method, others with DELAFIELD's hæmatoxylin followed by an acid alcohol wash, and subsequently stained with blue carmine, which we differentiated by washing in a weak solution of picric acid in absolute alcohol. We have found this latter method give excellent results with *Polychæta* generally, there being a considerable range in the differentiation of glandular structures in particular.

We have also obtained excellent results by staining sections in the first place with alum carmine, and then with methylene blue. Both, by this method, and with hæmatoxylin and blue carmine the cytoplasm of these cells is clearly differentiated from the other contents of the cell.

If the gland is stained with hæmatoxylin and blue carmine, the nucleus appears of a reddish brown colour surrounded by the cytoplasm which is stained with a delicate blue, whilst the remainder of the cells is of an intense purple colour. In certain sections stained according to this method, the tube which encloses the larva was included, and like the gland assumed a deep purple blue.

The result of using methylene blue is still more striking, as the cells with the exception of the nucleus and the surrounding cytoplasm are stained with a brilliant blue, and at the same time patches of blue are visible in the epithelium of the body wall and in the tentacles. If used after alum carmine the nucleus is stained red and the cytoplasm a faint red, the methylene blue having no effect on these parts.

The tube however is not stained with the methylene blue.

Entire larvæ may be immersed for a short time in a weak solution of methylene blue, and then washed in water, this method shows up the dorsal gland very distinctly, and also reveals the presence of secretion in other parts of the body. Safranin and thionin were also employed in some sections and were found to stain both the cells of the gland and the tube.

The reactions of these different stains point to the fact that these cells secrete a mucous substance, and that the tube is composed of a similar substance; and the conjecture is that this organ is the principal agent in furnishing the material for the formation of the tube.

It is possible that the mucin on leaving the gland undergoes some

special modification which prevents methylene blue having any effect upon it.

Temporary character of the dorsal gland. The view we have expressed that the gland secretes the substance of which the tube is composed, is further borne out by the fact, that the gland disappears when the larva abandons its pelagic habits and settles at the bottom of the sea.

Through Mr WATSON's kindness we were put in possession of two or three very young specimens of *Lanice* measuring about 5 or 6 mm. in length, which had left their transparent habitation, and were commencing to build the sandy tube characteristic of the species. In these individuals we were unable to find any trace of the structure found in the pelagic larva, and we are led to conclude therefore that the dorsal gland disappears in the course of the worm's development, as soon as it is no longer required.

We did not either find any indication that this gland becomes transformed during development into any permanent organ. It would be interesting to find out at what period precisely this organ does disappear.

Primitive germ cells. Although we have not made any special investigation into the origin of the germ cells in this species, yet any indication of their origin will be of value in the present discussion concerning the nature of the cells forming the "dorsal gland".

In one of the specimens received from Mr WATSON we found a group of cells, situated in the ventral part of the body cavity, just above the nerve cord, and surrounded by the ventral glandular tissue.

These cells have every appearance of being of a sexual character. The cells are small, and the chromatin of the nuclei is arranged in threads of various degrees of density. We did not find any nuclear divisions.

Nephridial organs. The larvæ at the present stage are provided with distinct pairs of nephridial organs situated in the anterior region of the body. The anterior septum passes between the first and second pair, FIG. 6.

Each nephridium has the form of a looped tube, the branches of which are passed downwards in a ventral direction, remaining for a certain distance more or less side by side. The outer branch ends in the neighbourhood of a bundle of setæ, and appears to have an opening at the side, but we have not been able to trace the actual opening with certainty.

The inner branch of the loop ends blindly in the coelom. There are no traces of a nephrostome, or ciliated funnel.

With regard to the nephridial organs of the Terebellids in general, Ed. Meyer (1887) declares that the larvæ of this group even when quite young possess a pair of excretory organs, or head-kidneys (Kopfnieren), situated in the cephalic region. They open, according to the writer, externally by a small pore at the side of the body, but have no internal opening nor is there a ciliated funnel. The whole tube is somewhat convoluted, and forms a figure S.

Meyer goes on to say that the larval nephridia persist for some time, but are eventually replaced by permanent nephridia. The larval nephridia are in full activity when the first permanent pair of nephridiæ approaches completion, and as soon as these are capable of performing the general excretory functions of the body, the head-kidney begins to degenerate, and finally disappears.

We have not sufficient data at present, to give a complete account of the development of the nephridia in this species, but on comparing the nephridial organs of our larva with those of the very young post-larval forms, we find that a transition of some kind has already taken place in the latter. Instead of there being three separate pairs of nephridia, one pair only of longitudinal ducts are found, having three short ducts leading into them, each of which is provided with a ciliated funnel. We could not find the external openings of these nephridia. The posterior pair of nephridia are not yet formed.

Without the evidence to be derived from the examination of intermediate stages, it is impossible to say whether the nephridia found in the post larval and later stages, are new structures or whether they are formed by the coalescence of the larval nephridia.

According to Meyers view, the anterior nephridia of our larva should represent a temporary "head-kidney", which on the appearance of the permanent nephridia, degenerates.

We have not however seen any signs of degeneration in this organ. Meyer's figure of the young larva of *Polymnia nebulosa* shows us one pair of nephridia, but the stage of development of the larva is very much younger than ours, so that it is possible that the two posterior pairs of nephridia present in our larva of *Lanice* represent the anlagen of the permanent anterior nephridia, but we have no definite evidence that this is really the case, and we must leave this interesting point for the present until an opportunity occurs of obtaining specimens of intermediate stages of growth.

SUMMARY.

1. The larval *Polychæta* described in the foregoing pages is the same as the larva originally described by CLAPAREDE under the name *Terebella conchilega.*

2. The view expresses by GIARD that this organism is not a larval but an adult annelid, belonging to a distinct group, is based upon a misinterpretation of a certain structure, described by us as the dorsal gland. The name *Wartelia gonotheca* given to this larva by GIARD should be abandoned.

3. The so-called brain-cells which CLAPAREDE observed, and which were asserted to be ova by GIARD and NORDENSKIOLD are in reality glandular, and form a dorsal gland. The secretion of which is used in the formation of the transparent tube which the larva inhabits.

The dorsal gland is a temporary organ which disappears when the larva abandons its pelagic inhabits and commences to construct its sandy tube.

4. The larvæ were found to possess three separate pairs of nephridial ducts. No nephrostomes are present. The relation of these larval nephridia to those of the adult has not been established. Further investigations are required on this point, in order to decide whether the adult nephridium is a new structure, or formed by the coalescence of the larval nephridia.

LITERATURE.

1863 *Claparede, Ed.* : Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig, ENGELMANN.

1888 *Cunningham and Ramage* : *Polychæta sedentaria* of the Firth of Forth; Trans. Roy. Soc. Edin., vol. XXXIII, Part III.

1885 *Drasche (von), R.* : Beiträge zur feineren Anatomie der Polychæten; Zweites Heft; Anat. von *Owenia filiformis*. Wien, C. GEROLDS Sohn.

1907 *Fauvel, P.* : Recherches sur les otocystes des annélides polychètes; Annal. Sci. Nat. Zoologie, 9e série, vol. VI.

1878 *Giard, A.* : Sur les *Wartelia*, genre nouveau d'annélides considérées à tort comme des embryons de Térébelles; Bull. scient. du départ. du Nord, 2e série, vol. 1, and C. R. Acad. Sci. Paris, vol. LXXXVI, p. 1147-1149.

1896 *Hæcker, Val.* : Pelagische Polychæten Larven; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, Heft 1.

1887 *Meyer, Ed.* : Studien über den Körperbau der Anneliden, I; Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. VII.

1901 *Nordenskiold, E.* : Einige Mittheilungen über die Gattung *Wartelia* GIARD; Ofv. Finska Vet. Soc. Fork., Bd. XLIII.

1890 *Watson, Arnold T.* : The tube-building habits of *Terebella littoralis*; Journ. Roy. Micros. Soc. London.

1900 *Watson, A. T.* : The structure and habits of the *Polychæta* of the family *Ammocharidæ*; Journ. Linn. Soc., vol. XXVIII.

EXPLANATION OF FIGURES.

The figures were drawn by means of the camera lucida ABBE-APATHY.

ABBREVIATIONS.

b. o.	= buccal organ.	*a. ap.*	= aperture of dorsal gland.
d. gl.	= dorsal gland.	*ap.*	= aperture of lateral gland cells.
l. gl.	= lateral gland cells.	*œs.*	= œsophagus.
g. c.	= glandular crypt.	*œs. comm.*	= œsophagial commissure.
u. l.	= upper lip.	*st.*	= stomach.
l. l.	= lower lip.	*int.*	= intestine.
nephr.	= nephridia.	*s.*	= septum.
nu.	= nucleus.	*t.*	= tentacles.

FIG. **1**. Vertical longitudinal section through the head of the larva, showing the buccal organ, *b. o.*, and dorsal gland, *d. gl.* × 180.

FIG. **2**. Buccal organ in transverse section. × 500.

FIG. **3**. Vertical longitudinal section through the head of an adult *Lanice* showing the muscular buccal organ in the lower lip, *l. l.*, and the glandular crypt, *g. c.*, behind it. × 100.

FIG. **4**. Horizontal longitudinal section of the dorsal aspect of the larva. × 56.

FIG. **5**. Transverse section through the dorsal gland of larva, showing the dorsal aperture, *d. ap*, of gland, and the two lateral gland cells, *l. gl.* × 250.

FIG. **6**. Transverse section through the dorsal gland, behind the aperture of the gland. On the left a cell with its small round nucleus, *nu.*, is shown. × 250.

FIG. **7**. Horizontal section of the larva showing the three pairs of nephridial organs, *nephr.* 1, 2, 3. × 250.

d gl
ul
Oes.
ll
bo
1
gl tiss
gc
ab
oes
ll
bs
3
2
br
d gl
nephr 1
S
d
Oes
nephr 2
au
st
l gl
Int.
Tube
4
ol gl
gl ti.
vr
nc
6
d gl
d ap
ap
ap
Oes
l gl
l gl
l gl
bo
Oes Comm.
5
nephr 1
d
S
gl tiss
nephr 2
nephr 3
7

Les nerfs et les terminaisons nerveuses

de la membrane du tympan

PAR LE

Prof. Doct. Agostino GEMELLI O. F. M.

PROF. AGRÉGÉ HONORAIRE D'HISTOLOGIE

(*Mémoire déposé le 15 août 1908.*)

LES NERFS ET LES TERMINAISONS NERVEUSES

de la membrane du tympan

Tous ceux qui se sont adonnés à l'étude des nerfs de la membrane du tympan s'accordent à affirmer que nos connaissances sur ce point sont loin d'être complètes. Pas n'est besoin de chercher longtemps pour trouver la raison de cette affirmation unanime : la technique en effet n'est pas sans présenter de sérieuses difficultés, et l'organe en question se montre assez réfractaire aux méthodes actuellement en usage pour l'observation des nerfs et des terminaisons nerveuses.

J'ai cru qu'il ne serait pas sans intérêt de reprendre le problème. L'application soigneuse et minutieuse des méthodes indiquées plus loin m'a conduit à des résultats suffisants pour me permettre de décrire le trajet complet des nerfs et leur mode de terminaison dans les différentes parties.

La littérature de la question n'est pas bien vaste : Gerlach et Tröltsch (8) s'en étaient déjà occupés : toutefois, Calamida (1) l'a fait remarquer, c'est en passant et comme à la dérobée qu'ils parlent de l'innervation de la membrane du tympan. Gerlach, en vérité, n'a pu observer

que quelques fibres nerveuses amyéliniques, et Tröltsch ne mentionne que l'existence d'un nombre très restreint de filets nerveux dans les couches fibreuse et muqueuse.

La première description systématique des nerfs du tympan nous a été livrée par Kessel (7), dont Bertelli (2) a confirmé les résultats. Les deux auteurs affirment que le nerf principal du tympan entre dans le segment supérieur et postérieur en accompagnant l'artère. Il se divise en deux branches : la première fournit les nerfs au segment antérieur, l'autre au segment postérieur et inférieur. De nombreux petits rameaux se projettent avec les vaisseaux sanguins à différents points périphériques.

Les ramifications de ces nerfs donnent dans la couche cutanée entre la membrane propre et la peau un plexus fondamental composé à la périphérie de fibres médullaires. De nombreuses fibres amyéliniques se détachant de ce plexus forment les unes un plexus le long des vaisseaux sanguins, les autres un plexus sous-cutané, dont plusieurs fibrilles traversent les cellules épithéliales. Comme on le voit, l'auteur n'établit pas comment se terminent ces fibrilles. La membrane muqueuse elle-même a un plexus sous-épithélial propre formé par les fibres nerveuses que fournissent les plexus fondamental et tympanique. Kessel a de nouveau pu observer comment certaines fibrilles, se détachant du plexus sous-épithélial, pénètrent jusque dans les cellules épithéliales. Il a constaté en outre une connexion entre les plexus cutané et muqueux par les fibrilles qui traversent la couche fibreuse.

Pour aboutir à ses conclusions, Kessel s'est servi de la méthode au chlorure d'or.

Après lui, Jacques (6) s'est occupé de la même question : il a poursuivi ses recherches en employant la méthode de l'injection vitale d'une solution de bleu de méthylène. Le plexus muqueux lui apparut moins développé que le cutané, par contre le plexus fondamental sembla plus dense dans le secteur supérieur postérieur (nel quadrante superiore posteriore). Il a observé en plus que les terminaisons constituent des arborisations compactes selon le type général que présentent les terminaisons périphériques des sens. Toutefois il doit avouer que ses recherches sont incomplètes, vu qu'il n'a pu fixer l'exacte position du tissu imprégné.

Plus importants, sans aucun doute, sont les résultats auxquels vers la même époque a abouti Calamida (1).

Cet auteur s'est servi de préférence de la méthode rapide de Golgi ;

il a employé aussi, mais avec moins de succès, la méthode au chlorure d'or et au bleu de méthylène (réaction vitale).

Selon ses investigations, les nerfs de la couche cutanée partent du nerf auriculaire temporal, qui innerve la partie supérieure, et de la branche auriculaire du nerf vague, qui parcourt la partie inférieure. Quant aux nerfs de la couche muqueuse, ils trouvent leur origine principalement dans le nerf de Jacobson, dans les filets que projette le plexus sous-épithélial de la couche sous-cutanée, enfin dans les ramuscules qui proviennent du tégument du conduit auditif externe.

Poussant plus avant ses patientes recherches, il a découvert entre la membrane propre et la peau un plexus sous-cutané formé par un plexus vasculaire et sous-épithélial. Bien plus, des réseaux périvasculaires et le plexus sous-épithélial forment un plexus sous-muqueux entre la membrane muqueuse et la membrane propre. Il annote enfin que les deux plexus, sous-épithélial muqueux et cutané, tandis qu'ils poussent leurs terminaisons dans les cellules épithéliales, ont entre eux une certaine connexion, soit indirecte par les plexus périvasculaires, soit par des fibres particulières qui établissent une communication directe.

Deineka (3) a augmenté ces résultats déjà si importants.

Il distingue trois plexus : un plexus fondamental dans le réseau fibreux, un autre superficiel-externe, qui correspond au plexus sous-cutané des auteurs précédents, un troisième enfin, le plexus superficiel-interne répondant au plexus sous-muqueux. Il admet en outre quatre espèces de terminaisons fibreuses, c'est-à-dire les appareils terminaux de la couche externe, de la couche interne, de la couche fibreuse et de l'anneau tendineux.

C'est en employant la méthode de Dogiel que Deineka a abouti à ces conclusions.

Plus tard Wilson (9) a largement contribué à éclaircir la question délicate et difficile des nerfs et des terminaisons nerveuses du tympan, d'autant plus qu'il a étendu ses recherches à un plus grand nombre d'animaux, à l'homme lui-même. Toutefois, il ne croit pas avoir trouvé le dernier mot : les difficultés que l'étude de cet organe présente tout en employant les méthodes techniques en usage ne sont pas de nature à nous laisser indifférents.

Il distingue deux catégories de nerfs : quelques-uns entrent dans la région de la partie flasque (pars flaccida) sur le pli antérieur et postérieur, d'autres au contraire à l'insertion de la membrane dans le sillon tympanique. Le mode de distribution des nerfs varie selon qu'il s'agit ou de la partie

flasque ou de la partie tendue (pars tensa). Dans la première partie, les fibres se dirigent vers le manche du marteau, passent sur le pli antérieur et postérieur et forment avec leurs ramifications un réseau à larges mailles de fibres amyéliniques. C'est le plexus fondamental de la partie flasque. De ce plexus partent de nombreuses branches, dont les unes vont à la membrane tendue, d'autres forment le plexus sous-épithélial, d'autres se terminent dans le tissu sous-cutané et dans l'épithélium, d'autres enfin composent les plexus autour des vaisseaux sanguins. Dans cette même partie flasque, Wilson a noté des terminaisons interépithéliales et des terminaisons caractéristiques sans capsule (gaine?). Les nerfs de la partie tendue proviennent du méat auditif externe ou de la cavité tympanique. Ceux du méat auditif externe y arrivent en passant par la membrane flasque ou par le limbus. Ces fibres qui passent par la membrane flasque croisent le pli antérieur, se dirigent vers le manche autour duquel ils forment un nouveau plexus. Ceux au contraire qui entrent par le limbus constituent autour de celui-ci un plexus annulaire. De ce plexus se projettent des fibres, dont quelques-unes vont innerver la membrane tendue, tandis que d'autres passent dans la cavité tympanique. Comme dans la membrane flasque, on doit distinguer dans la membrane tendue un plexus fondamental, un plexus sous-épithélial muqueux, enfin un plexus sous-épithélial cutané. Il est enfin à noter que les nerfs qui proviennent de la cavité tympanique offrent peu d'importance et sont relativement en petit nombre : ils forment un plexus sous-muqueux.

Ce résumé succinct, qui établit l'état de la question, nous montre aussi que les conclusions des auteurs sont loin d'être concordantes. Il n'était donc pas sans utilité d'en reprendre l'étude.

Or j'ai conduit mes investigations par des expériences sur le chat, le cheval, le chien et sur un singe, guidé toutefois de préférence par la méthode de Golgi. Quoiqu'en aient dit Deineka, Wilson et Jacques, je suis d'avis que cette méthode se prête le mieux à l'étude des nerfs et des terminaisons nerveuses de la membrane du tympan. La coloration vitale au bleu de méthylène, ainsi que la méthode de Cajal m'ont également conduit à de bons résultats [1].

Voici donc ce que je crois pouvoir démontrer :

Les nerfs de la membrane du tympan sont fournis en partie par les ramifications du nerf auriculo-temporal du trijumeau, en partie par le nerf de Jacobson du glosso-pharyngien.

[1] J'ai obtenu de bonnes préparations argentiques, qui ont été conservées très longtemps au moyen de l'*Euparal* de M. Gilson.

En effet, les nerfs qui viennent à la membrane du tympan peuvent se diviser selon la juste classification de WILSON. Quelques-uns, pour y arriver, entrent dans la région de la membrane flasque et passent sur le pli antérieur et postérieur; d'autres, par contre, y parviennent en entrant par l'insertion de la membrane du tympan dans le sillon tympanique (limbus).

Dans les deux cas, les nerfs entrent au moyen du conduit auditif; ils sont formés de fibres médullaires et pénètrent par divers points dans la membrane du tympan, soit qu'ils atteignent la couche fibreuse, soit qu'ils se portent directement vers la couche cutanée.

Pour procéder à la description du mode de distribution des nerfs, il convient de distinguer les nerfs de la partie flasque de ceux de la partie tendue, qui en vérité ont une formation entièrement différente.

Les nerfs qui entrent dans la partie flasque contiennent plusieurs fibres médullaires. Ils suivent une direction de haut en bas vers le manche (du marteau). Quelques fibrilles se séparant de ces faisceaux se retirent sous la couche cuticulaire et vont former dans la couche médiane de la membrane un plexus plus dense que nous appelons fondamental. D'autres fibres au contraire passent sur le pli antérieur et postérieur et se jettent dans la partie tendue. Plus loin nous en suivrons le trajet.

Encore d'autres, de pair avec des fibres qui ont leur origine dans le plexus fondamental, constituent le plexus sous-épithélial. De nombreuses fibres s'en détachent et se terminent dans la couche épithéliale. Quelques-unes enfin donnent et constituent le plexus périvasculaire, FIG. 1, 2.

Moins riche en fibres est la partie tendue : soit parce qu'elle n'est pas traversée par des nerfs qui se rendent à d'autres parties, soit parce que les terminaisons nerveuses y sont en nombre plus restreint.

Les nerfs de la partie tendue entrent par deux voies : ou ils proviennent du méat auditif externe, passent par la membrane flasque, précisément du côté supéro-postérieur, et suivent le trajet de la branche artérielle du manche du marteau ; ou ils proviennent du méat auditif extérieur et pénètrent dans la membrane par le limbus. Tous les auteurs admettent que peu de fibres lui viennent directement de la cavité du tympan, FIG. 1, 2.

Nous le voyions tout à l'heure, les faisceaux nerveux qui arrivent à la membrane du tympan au moyen de la partie flasque constituent le plus grand nombre des nerfs de cette région. Ce sont en vérité des faisceaux de fibres médullaires qui passent sur le pli antérieur et postérieur, le croisent, puis se dirigent vers le manche du marteau : ils abandonnent des fibrilles qui

s'éloignent en tous sens et parviennent ainsi à constituer un véritable plexus autour du manche. Certains rameaux tendent à s'unir aux rameaux qui proviennent du limbus. D'autres, en plus grand nombre, pénètrent dans la couche fibreuse et y forment un plexus serré, le plexus fondamental; les minces fibrilles qui le composent suivent un trajet tantôt tortueux, tantôt rectiligne et finissent ainsi par laisser apparaître une réticulation à larges mailles. D'autres rameaux composent les plexus périvasculaires : formés de quelques fibres seulement, qui suivent le trajet des vaisseaux, ils projettent de temps à autre quelque ramuscule latéral. D'autres enfin suivent un parcours entièrement indépendant et vont constituer les plexus sous-épithéliaux. Toutefois à la constitution de ces plexus concourent aussi d'autres fibres, qu'elles aient leur origine dans le plexus fondamental, ou dans les vaisseaux, ou dans le limbus.

Les nerfs qui proviennent du méat auditif externe au moyen du limbus forment à la périphérie de la membrane du tympan un plexus annulaire.

Comme dans la partie flasque, nous constatons encore dans la partie tendue un plexus fondamental, mais plus dense que le plexus de la partie flasque. Il se compose en grande partie de rameaux nerveux du conduit auditif, qui eux-mêmes pour le plus grand nombre sont constitués de fibres médullaires et entrent par la périphérie de la membrane tympanique. A former ce plexus concourent, bien qu'en moindre quantité, les fibres qui se séparent des plexus périvasculaires et celles qui proviennent de l'oreille moyenne.

De nombreuses fibres se détachent de ce plexus fondamental et vont constituer directement les unes un plexus sous-cutané, quelques autres un plexus sous-muqueux.

Du plexus sous-épithélial quelques fibres se séparent, qui, après avoir parcouru un trajet parallèle à la couche épithéliale, entrent dans les cellules de celles-ci et s'y terminent en de riches arborisations. D'une manière semblable, des fibres qui se détachent de la couche muqueuse finissent en arborisations d'un caractère spécial.

D'après cet exposé, nous pouvons classer les nerfs en relation avec la membrane du tympan de la manière suivante.

Un premier plexus, le fondamental, nous est fourni par les ramifications du nerf auriculo-temporal du trijumeau et par les ramifications du nerf de Jacobson du glosso-pharyngien. Ce plexus s'étend dans la région

de la couche fibreuse. Les fibres qui partent de la périphérie forment sous celle-ci un deuxième, c'est-à-dire le plexus annulaire. Les fibres qui se dégagent du plexus fondamental forment les deux plexus superficiels : le sous-muqueux et le sous-cutané. Ces deux-ci à leur tour envoient des filets, qui entrent respectivement dans la couche muqueuse et cutanée, et s'y terminent.

Les plexus périvasculaires et les terminaisons nerveuses méritent une attention toute spéciale.

Tout d'abord, quant aux plexus périvasculaires, notons qu'ils sont formés par les fibres qui suivent le vaisseau parallèlement à son trajet. Ces fibres en projettent d'autres qui croisent le vaisseau et, s'anastomosant avec d'autres fibrilles encore, constituent un plexus à mailles très larges, FIG. **8**. Les fibres des plexus périvasculaires proviennent en grande partie des fibres du conduit auditif externe. Quelques fibres enfin viennent du plexus fondamental.

Les terminaisons nerveuses se divisent en trois catégories :

1. Terminaisons à arborisation dans la couche cutanée, FIG. **3**.
2. Terminaisons à arborisation dans la couche muqueuse, FIG. **4**.
3. Enfin, appareils terminaux dans la couche fibreuse, FIG. **5**, **6**, **7**.

La forme des deux premières catégories ne diffère guère de celle que l'on rencontre ordinairement dans le tissu épithélial. Véritables formes à arborisations, plus riches en branches dans la couche cutanée, elles portent quelquefois des boutons, de petits renflements (?) et se terminent dans les cellules épithéliales.

Les appareils de terminaison que l'on rencontre dans le tissu fibreux sont d'un caractère tout spécial.

Les fibres dont ils se composent proviennent du plexus fondamental, se divisent en fibrilles très grêles, qui ont à leur extrémité comme au cours de leur trajet terminal de petites plaques. La forme des appareils de terminaison est différente selon que les fibrilles sont plus ou moins nombreuses ou comptent une plus grande quantité de ramuscules.

Au moyen de la méthode de CAJAL on observe dans les plaques une fine réticulation nerveuse, en tout semblable à celle que CAJAL, DOGIEL et moi nous avons pu observer dans d'autres terminaisons. Notons cependant que cette réticulation n'est pas très serrée.

Ces appareils se trouvent à la périphérie, et surtout aux limites des fibres circulaires et radiaires, comme l'a déjà fait remarquer le savant DEINEKA.

En finissant, je ne puis manquer d'annoter, avec Wilson, la grande ressemblance de distribution des nerfs dans la membrane du tympan avec celle des nerfs de la cornée. L'étude anatomique de la distribution et de la terminaison des nerfs dans la membrane du tympan m'incline à admettre l'opinion déjà adoptée par plusieurs savants, qui croient que l'on doit juger des variations de tension dans la membrane du tympan d'après la fonction probable des nerfs respectifs.

Cependant, je me réserve de reprendre l'examen de la fonction des nerfs et des terminaisons, aussitôt que j'aurai pu parfaire quelques recherches, jusqu'ici restées incomplètes.

EXPLICATION DES FIGURES.

INDICATIONS COMMUNES.

t = capitulum mallei.

m. a. e = meatus acusticus externus.

p. a = processus anterior.

m = manubrium mallei.

FIG. **1**. Surface externe de la membrane du tympan (*Equus caballus*). — Zeiss, oc. 4, obj. a_2.

FIG. **2**. Portion de la membrane du tympan (*Equus caballus*). — Zeiss, oc. 4, obj. 8 mm.

FIG. **3**. Terminaison nerveuse dans la couche cutanée (*Bos taurus*). — Zeiss, oc. 4. obj. 2 mm.

FIG. **4**. Terminaison nerveuse dans la couche muqueuse (*Bos taurus*). — Zeiss, oc. 4, obj. 2 mm.

FIG. **5**, **6**, **7**. Appareils terminaux dans la couche fibreuse. — Zeiss, oc. 4, obj. 2 mm.

FIG. **8**. Plexus périvasculaires de la membrane du tympan (*Felis catus*). — Zeiss, oc. 4, obj. 2 mm.

NOTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1). *Calamida* : Terminazioni nervose nella membrana timpanica; Accademia di Medicina di Torino, 15 marzo 1901.

2). *Bertelli* : Anatomia comparata della membrana del timpano; Ann. Univ. Toscane, Vol. XIX, Pis. 1893.

3). *Deineka* : Ueber die Nerven des Trommelfells; Archiv f mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte, B. 66, 1905.

4). *Gemelli* : Sui nervi e sulle terminazioni nervose della membrana del timpano; Atti Società Milanese di Medicina e di Biologia, Vol. III. Fasc. V, 1908.

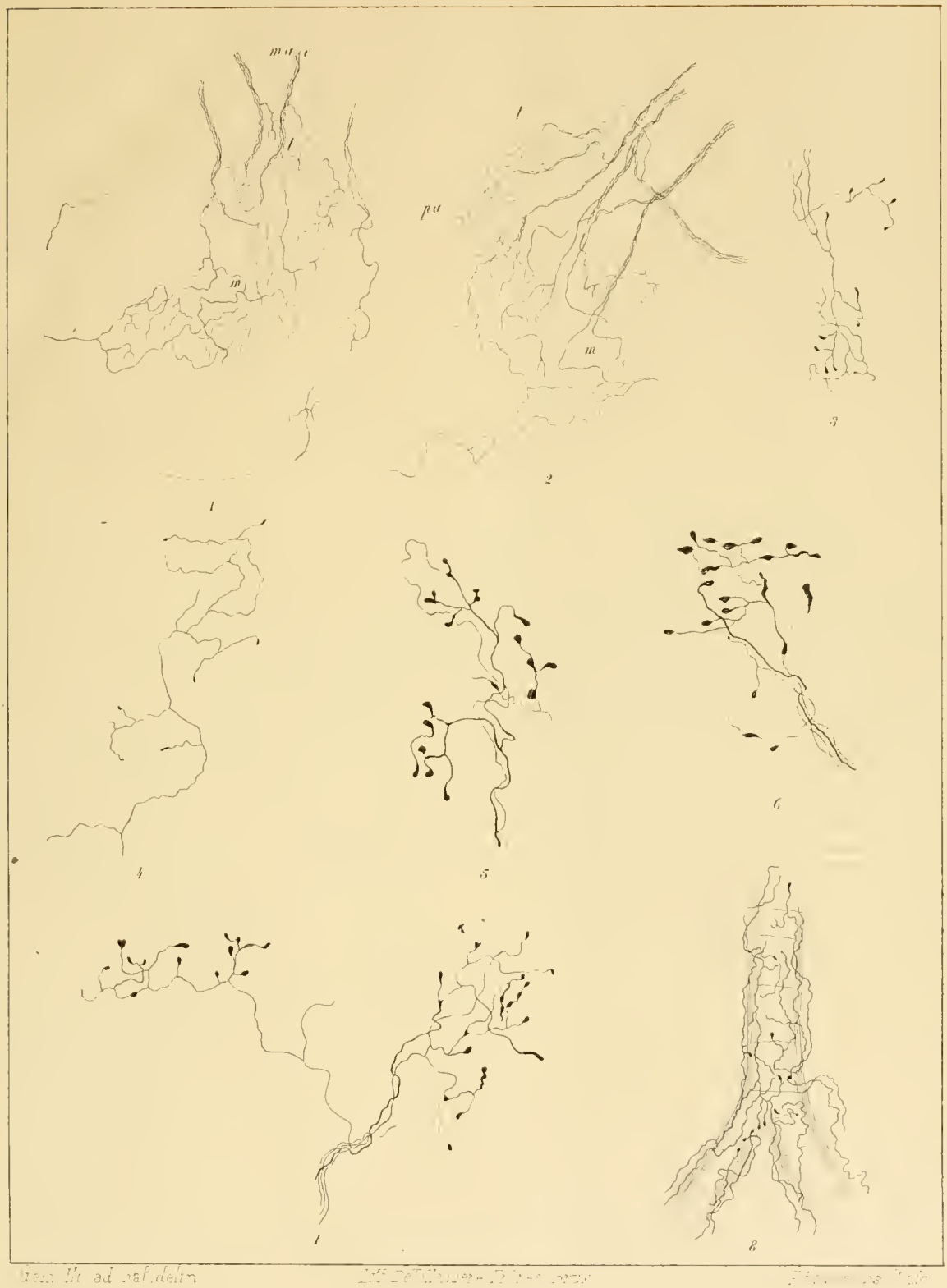
5). » : Contributo alla conoscenza, ecc ; Atti Società Italiana di Scienze Naturali, Vol. XLII, 1908.

6). *Jacques* : De la fine innervation de la membrane du tympan; XIIIe Congrès Int. de Méd., Sect. d'Otol , P. 46, Paris, 1904.

7). *Kessel*, in *Stricker* : Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen Leipzig. 1872

8) *Tröltsch* : Die Anatomie des Ohres. Würzburg, 1861

9). *Wilson* : The Nerves and Nerve-Endings in the Membrana Tympani; Journal of Comparative Neurology and Psychology, Vol. XVII, 6, 1907.



m a c
l
m
1
l
pa
m
2
3
4
5
6
7
8

L'„Étape synaptique"

DANS LE THYSANOZOON BROCCHII

PAR

le Dr Willy DETON

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(*Déposé le 20 août 1908.*)

L'ÉTAPE SYNAPTIQUE
dans l'Ovogénèse du Thysanozoon Brocchii

Dans le travail où il étudie, chez le *Thysanozoon Brocchii*, la formation des chromosomes hétérotypiques de l'ovocyte, SCHOCKAERT (02) mentionne, avant le grand accroissement, la présence dans le noyau ovocytaire (1) d'anses chromosomiques en nombre réduit, orientées en « bouquet » et manifestant une ébauche de « division longitudinale ». L'auteur cependant ne voit pas dans ce phénomène la préparation des chromosomes de la future cinèse hétérotypique : il admet que ces anses se transforment complètement en un réseau homogène, où leur individualité est perdue, et aux dépens duquel s'édifieront seulement plus tard les chromosomes hétérotypiques eux-mêmes.

Ceux-ci sont constitués, ainsi que dans la grande majorité des cas, de deux branches entrelacées, qui, d'après l'auteur, résulteraient d'un repliement en deux des anses chromosomiques. SCHOCKAERT montre que la première cinèse sépare les deux branches de chaque chromosome et il admet par conséquent le schéma de la préréduction par repliement (GRÉGOIRE, 07_2).

Depuis la publication du travail de SCHOCKAERT, les stades qui précèdent, dans l'ovogénèse, l'accroissement considérable qui caractérise l'ovo-

(1) Nous appelons ovocytes les cellules qui résultent de la dernière cinèse ovogoniale, dès le moment où cette cinèse est achevée.

cyte ont pris, à la suite de l'étude faite dès 1900 par WINIWARTER dans les mammifères, une importance capitale : on y retrouve partout les stades caractéristiques de l'« étape synaptique » et on y recherche le secret de la pseudo réduction chromosomique. Le *Thysanozoon* s'étant montré si intéressant pour les stades ultérieurs des cinèses de maturation, nous avons pensé qu'il serait utile de reprendre dans cet objet l'étude des phénomènes nucléaires dont l'ovocyte est le siège avant son grand accroissement.

Le professeur SCHOCKAERT a eu la grande amabilité de mettre à notre disposition son matériel de *Thysanozoon*, ainsi que les superbes préparations qu'il possède : nous l'en remercions ici très vivement.

Disons dès maintenant que nous avons pu non seulement retrouver les stades essentiels de l'étape synaptique, mais aussi observer très clairement des dispositions nucléaires qui sont décisives pour l'interprétation de ces stades (1).

Dans une note récente, GRÉGOIRE (07_2) propose de découper en deux sous-périodes l'étape d'accroissement de l'ovocyte : la première, — correspondant à tout l'accroissement des spermatocytes, — ne comporte qu'un accroissement très restreint et comprend l'étape synaptique jusqu'au stade des noyaux strepsitènes ou diplotènes ; la seconde, — appartenant en propre à l'ovocyte, — comporte un accroissement considérable du protoplasme et est marquée par la disposition du noyau en « vésicule germinative ». Nous diviserons notre exposé d'après ces deux sous-périodes.

I. Étape synaptique.

Nous décrirons d'abord les aspects en leur donnant l'interprétation que nous pensons qu'ils réclament, puis nous reviendrons sur certains points plus controversés.

Après la dernière cinèse goniale, contrairement à l'opinion de certains auteurs, entre autres pour l'ovogénèse DUBLIN (05), — les chromosomes

(1) Il est inutile de nous arrêter à décrire les méthodes de fixation et de coloration qui ont été employées. Rappelons seulement que nos objets, fixés par la solution de GILSON, ont été colorés par l'hématoxyline de HEIDENHAIN (V. SCHOCKAERT, 1900). Nous tenons seulement à insister sur nos procédés d'observation. Nous nous sommes généralement servi de l'objectif apochromatique 1,30, 2 mm. de ZEISS. Pour l'observation de certains aspects plus délicats, nous avons eu recours à un excellent objectif 1,40, 2 mm. de ZEISS. Nous nous servons d'une lampe de SWIFT avec condensateur de NELSON et d'un filtre à l'oxalate de cuivre. Notre microscope est muni d'un condensateur holoscopique de WATSON, ouv. 1,30.

reconstituent un réseau quiescent ainsi que cela a été constaté dans beaucoup d'ovogénèses. Ce réseau, FIG. 1, est très régulier : on ne peut pas, ainsi que les SCHREINER (06 et 08) ont pu le faire dans certains spermatocytes, y reconnaître les chromosomes de la cinèse précédente : d'autre part nous n'avons pu y observer, même dans les coupes les mieux différenciées, des granulations chromatiques bien autonomes. Les portions plus colorées du réseau qui pourraient en imposer pour des corpuscules indépendants ne sont que, ou bien des portions plus renflées, et par conséquent plus colorables, de la trame, ou bien, tout au plus, des ramassements locaux de la matière chromatique qui imprègne le réseau achromatique. Le noyau ne montre pas de nucléole à ce stade et il en sera de même durant toute la prophase synaptique. Ce n'est qu'à la fin de celle-ci, au début de la période de grand accroissement, qu'un nucléole fera son apparition dans le noyau, FIG. 14, 15. Que les réseaux nucléaires dont nous parlons appartiennent bien à des ovocytes et non à des ovogonies, cela résulte à toute évidence de leur parfaite ressemblance avec les réseaux dans lesquels s'inaugure le mouvement prophasique que nous allons décrire, FIG. 2.

Le premier changement qui apparaît dans le noyau consiste dans la transformation graduelle de la trame réticulaire en des filaments bien définis se dégageant de plus en plus de leurs anastomoses réciproques, FIG. 2. Ces filaments sont lisses, nous ne les trouvons pas constitués d'un alignement de corpuscules chromatiques sur un substratum lininien. La transformation dont nous parlons tend à faire passer le noyau à la disposition leptotène, seulement il n'y a pas lieu de distinguer ici un stade leptotène bien individuel.

En effet, les filaments minces qui se dégagent du réseau ne restent pas indépendants les uns des autres. Au contraire, au fur et à mesure qu'ils se dessinent, on les voit groupés deux par deux, FIG. 2, d'abord en un parallélisme assez lâche, FIG. 2, puis en un rapprochement assez étroit, les deux filaments associés se montrant plus ou moins considérablement entrelacés, FIG. 3. Ainsi prennent origine des anses épaisses, d'un calibre double de celui des filaments primitifs. Ce phénomène, ainsi que cela a été constaté dans les animaux par les SCHREINER (04, 05, 06 et 07) et par JANSSENS (05), ne se réalise au début qu'en un pôle du noyau : au pôle opposé, l'élément nucléaire est encore disposé en un réseau dont les travées se continuent avec les filaments associés deux par deux, FIG. 3, 4. Dans la suite les filaments minces se dégagent de plus en plus de la trame réticulaire

tout en se montrant entrelacés deux par deux, FIG. 5. Les noyaux dont nous parlons maintenant sont donc au stade que GRÉGOIRE a appelé « *noyau zygotène* ». En raison de la présence simultanée d'anses épaisses et de filaments minces, ils méritent aussi le nom de « noyaux amphitènes » que JANSSENS (05) a donné à un stade analogue chez les Batraciens.

Il importe de remarquer que cette disposition nucléaire n'est pas rare du tout dans les préparations. On en rencontre au contraire de *nombreux* exemples. Tous malheureusement ne se prêtent pas également bien à l'analyse, mais du moins on y observe, *toujours très clairement*, la présence d'anses épaisses en un pôle du noyau, tandis que l'autre pôle est occupé par un réseau de filaments minces.

Le résultat de l'évolution que nous venons de décrire est la formation dans le noyau d'anses chromosomiques épaisses, nettement disposées en « bouquet », constituant le stade pachytène, FIG. 6, 7, 8, 9. Il est souvent aisé de constater que les anses sont en nombre réduit (neuf).

Remarquons, avant de continuer, que notre objet ne montre ni les prochromosomes ni les gamosomes qui ont été décrits dans les plantes par divers auteurs; il ne montre pas non plus les « chromatic centres » que MOORE et WALKER (05) ont observés dans les spermatocytes de mammifères. Dans le *Thysanozoon*, le réseau chromatique se transforme directement en les filaments minces qui s'associent deux par deux.

Pendant la période zygotène, les deux filaments associés dans chaque anse épaisse sont, par endroits, notablement écartés l'un de l'autre : au stade pachytène, ils se rapprochent étroitement; néanmoins nous n'avons observé aucun noyau pachytène dans lequel nous ne pussions constater dans les rubans épais au moins des traces de dualité (1). Nous pensons donc qu'ici, de même que dans les objets végétaux étudiés par GRÉGOIRE (07) et de même que dans l'*Ophryotrocha* (GRÉGOIRE et DETON, 06), les deux filaments conjugés demeurent en réalité distincts tout le temps l'un de l'autre dans les anses pachytènes et qu'il ne se produit entre eux aucune sorte de fusion, contrairement à ce qu'ont décrit certains auteurs.

De plus nous n'observons pas ici ce qui a été décrit ailleurs, une structure moniliforme bien régulière des anses chromosomiques, consistant en un alignement unisérié de disques chromatiques sur un support lininien.

(1) Ces aspects sont extrêmement malaisés à rendre par le dessin. Nous n'avons pas réussi à donner à nos FIG. 7 et 8 la perfection que nous eussions desirée.

Nous en rencontrons des apparences, FIG. 9, seulement elles doivent s'interpréter comme une illusion due aux nombreux croisements que montrent les deux filaments conjugués, ce qui entraîne l'apparition de portions plus larges et de portions plus minces, alternant régulièrement. JANSSENS dans le *Batracoseps* et VAN MOLLÉ (07) dans les mammifères ne mentionnent pas non plus de structure moniliforme. De plus l'*Ophryotrocha* se rapproche encore sur ce point du *Thysanozoon*.

Les filaments minces des noyaux leptotènes ou mieux leptozygotènes, FIG. 2, montrent dès leur première apparition des extrémités libres se terminant au pôle de conjugaison; de même dans les noyaux zygotènes et pachytènes, FIG. 3-9, les anses chromosomiques, en formation ou déjà formées, vont très clairement buter par des extrémités libres contre la membrane nucléaire; il n'y a donc ici à aucun moment formation d'un spirème continu. Encore une fois le *Thysanozoon* se rapproche sous ce rapport de nombreux objets. La constatation définitive de ce point est importante, elle suffit à montrer qu'on ne peut pas, ainsi que le font MEVES (07) et en partie GOLDSCHMIDT (07), chercher le secret de la réduction chromosomique dans le fait d'une segmentation incomplète d'un spirème chromatique continu.

Nous n'avons, durant toute l'évolution du noyau jusqu'au stade pachytène, observé à aucun moment des figures de contraction synaptique de *filaments minces*, montrant ceux-ci condensés en un amas indéchiffrable (grumeau synaptique). Durant le stade leptozygotène, la structure chromosomique remplit toute la cavité nucléaire, FIG. 2, 3, 4, 5, ce qui est en harmonie avec, entre autres, les observations de JANSSENS (01 et 05) et des SCHREINER (04 et suiv.). Ce n'est qu'au stade de noyau pachytène que nous voyons, FIG. 7 et 8, dans certains cas, des anses épaisses disposées en un bouquet qui n'occupe qu'un pôle du noyau. Or, il faut remarquer deux choses : les anses chromosomiques en ce moment paraissent absolument naturelles et ne montrent *en elles-mêmes* aucune trace de contraction violente. En second lieu, la cavité nucléaire a subi à ce stade un accroissement sensible, ainsi que cela résulte de la comparaison des FIG. 7 et 8 avec la FIG. 6. Aussi pensons-nous que cette localisation des anses chromosomiques dans un pôle de la cavité nucléaire ne peut provenir, qu'en partie seulement, d'un ramassement subi par les anses elles-mêmes, mais doit s'expliquer principalement par l'accroissement de la vacuole nucléaire. Il ne se produit donc pas dans le *Thysanozoon* de contraction synaptique

comparable à ce qu'on a décrit dans beaucoup d'objets ; cela évidemment n'infirme pas l'opinion de ceux qui, ailleurs, tiennent cette contraction pour naturelle, seulement cela montre, ainsi que s'exprimait récemment Grégoire (07_2), que la contraction, même là où elle est naturelle, ne peut avoir d'autre valeur que celle d'un phénomène concomitant aux processus vraiment essentiels de ce stade. De plus, cela constitue une garantie en faveur de la naturalité des phénomènes que nous décrivons ici.

Arrivées au stade de la fig. **10**, les anses pachytènes se distendent graduellement dans la cavité nucléaire et bientôt elles perdent leur orientation en bouquet. En même temps, leur dualité commence à reparaître plus clairement et ainsi s'amorce la stade de « dédoublement longitudinal » (Grégoire, 07), fig. **11** et **12**, consistant en ce que dans toute l'étendue des anses les deux filaments constitutifs redeviennent *bien nettement* distincts et montrent en certains points de très notables écartements. Il faut remarquer ici encore une fois un fait sur lequel Grégoire (07_1) a insisté, c'est que, tandis que certaines portions sont à peine dédoublées, d'autres portions de la même anse montrent des écartements considérables entre les deux filaments entrelacés, fig. **11** et **12**.

Au stade des fig. **13** et **14** le dédoublement est achevé, les anses sont formées de deux filaments bien individualisés et à larges entrelacements. Ce sont les formes que l'on retrouve partout et qui caractérisent les stades de noyaux *strepsitènes* ou *diplotènes* : elles se présentent ici, on le voit, avec une clarté et une netteté vraiment remarquables.

Nous avons décrit jusqu'ici la suite des phénomènes de l'étape synaptique telle qu'elle nous semble se dégager nettement des aspects observés. Nous devons nous arrêter un instant à justifier de plus près la sériation que nous venons d'adopter, et insister sur l'interprétation que réclament les phénomènes.

En ce qui concerne d'abord les stades que nous avons décrits comme succédant au noyau pachytène, fig. **10** à **13**, il est clair que leur sériation ne peut laisser place à aucun doute : le stade pachytène est certainement suivi par la distension des anses dans le noyau, fig. **10**, par le dédoublement longitudinal, fig. **11** et **12**, et ensuite par le stade des noyaux strepsitènes, fig. **13** et **14**. Les aspects se succèdent sans lacune et les dimensions des noyaux sont en harmonie avec cette sériation que personne d'ailleurs ne nie. En ce qui concerne l'interprétation de ces stades, elle ne

nous paraît pas moins claire : il est pour nous évident que ce sont les deux filaments entrelacés apparus dans chaque anse au moment de son dédoublement longitudinal, qui deviennent, en se raccourcissant et s'épaississant, les deux branches entrelacées de chacun des chromosomes strepsitènes des FIG. **13** et **14**. Il est certain par conséquent que, jusqu'au moment où nous sommes parvenu, il ne s'est produit aucun repliement des anses chromosomiques analogue à celui que FARMER-MOORE (03 et 05), MONTGOMERY (03) et d'autres ont placé à la base de leur interprétation.

Il n'y a donc qu'un stade sur lequel il faut revenir, c'est celui que nous avons appelé avec GRÉGOIRE (07) le *stade zygotène*, FIG. **2** à **5**. La première question concerne la localisation de ce dernier dans la sériation. Les aspects que nous avons décrits sous ce nom doivent-ils d'abord se situer au moment où nous les avons placés, c'est-à-dire entre le stade réseau, FIG. **1**, et le stade pachytène, FIG. **6**. Il ne peut y avoir de doute là-dessus : en effet les filaments déjà bien définis, parallèles ou entrelacés, que nous avons observés dans les noyaux zygotènes, FIG. **2** à **5**, ne sont formés que dans un pôle du noyau et se trouvent encore au pôle opposé engagés dans une trame réticulaire analogue au réseau quiescent. Il est donc manifeste que le stade en question se rattache au stade de réseau et fait la transition entre celui-ci et le noyau pachytène. Aussi nous ne pensons pas que MEVES lui-même pourrait révoquer en doute notre sériation. A ce point de vue, le *Thysanozoon* se place d'ailleurs à côté des nombreux objets étudiés par SCHREINER et par JANSSENS. Ensuite, au sein même de l'étape zygotène, il est clair que les aspects de la FIG. **2**, encore dépourvue d'anses épaisses, doivent se placer avant les FIG. **3-5**, montrant de pareilles anses : en effet, il est évident que ces dernières se rattachent directement au noyau pachytène et doivent par conséquent venir dans la sériation après les aspects de la FIG. **2**. La sériation des aspects qui précèdent le noyau pachytène est donc bien celle que nous avons adoptée.

Cela étant, trois interprétations peuvent être proposées pour leur explication. En premier lieu, celle que nous défendons nous-même en considérant les dualités des FIG. **2-5** comme représentant une union deux à deux des filaments chromosomiques minces, dont chacun représente un chromosome somatique : c'est de cette association que résulte la formation des anses pachytènes. En second lieu, l'interprétation de MEVES (07) considérant cette dualité comme la traduction d'une division longitudinale très précoce subie par des anses chromosomiques épaisses, au moment même

où, en nombre réduit, elles se dégagent du réseau nucléaire. En troisième lieu, l'opinion de Fick (07) pensant que ces aspects peuvent s'expliquer non pas comme l'association régulière de deux filaments dont chacun correspondrait à un chromosome somatique, mais comme le rapprochement graduel de portions filamenteuses du réseau à l'effet de constituer des rubans chromosomiques; en d'autres termes, ces aspects correspondraient, d'après Fick, à la formation et à la condensation des « bandes chromosomiques » (Grégoire, 03 et 06) réticulées que l'on observe dans des prophases somatiques.

En examinant les deux dernières hypothèses, nous allons en même temps établir notre interprétation. L'explication de Meves n'est certainement pas applicable à nos objets. Nous avons précédemment insisté sur ce fait que les deux filaments entrelacés en un pôle du noyau se trouvent encore, au pôle opposé, engagés dans la trame d'un réseau. Par conséquent ce qui provient directement du réseau ce sont des filaments minces et non des rubans épais et ainsi il est manifeste que nous sommes en présence non d'un ruban large se dédoublant, mais au contraire de deux filaments minces se rapprochant. Les Schreiner (08) ont fait valoir récemment une considération analogue contre Meves.

D'ailleurs les aspects que montre cette étape n'ont rien de commun avec ceux d'une division longitudinale somatique. Dans ce dernier cas, on n'observe pas ces écartements et ces entrelacements que nous voyons ici et qu'on a vus dans tant d'objets entre les deux prétendues moitiés longitudinales.

Il est donc certain, quelle que soit la vraie interprétation des phénomènes, qu'il s'agit ici d'un rapprochement de portions minces de façon à donner naissance à une formation chromosomique plus épaisse.

Peut-on maintenant, avec Fick, ne voir dans ce rapprochement qu'un ramassement de parties quelconques du réseau à l'effet de former une bande chromosomique? Cela aussi nous paraît impossible. D'abord nous ne voyons jamais plus de deux filaments entrer dans la composition des rubans pachytènes et, chose importante, ils ne se ramassent pas l'un sur l'autre d'une façon quelconque, mais sont régulièrement entrelacés l'un autour de l'autre. Aussi les aspects de ce stade sont-ils essentiellement différents de ceux de la concentration des bandes chromosomiques d'une prophase somatique.

Ensuite, nous pouvons confirmer ce que nous venons de dire par une

donnée de la littérature botanique. Dans l'*Allium*, GRÉGOIRE (07) a constaté que les filaments minces qui se conjuguent (par des phénomènes essentiellement identiques à ceux qui s'observent dans les animaux) se forment chacun aux dépens d'une bande alvéolaire de la même façon que des chromosomes somatiques. Par conséquent il est clair que le rapprochement de deux de ces filaments ne peut pas correspondre à la formation de deux chromosomes somatiques par la condensation d'une bande réticulée.

Si l'on rapproche en un faisceau toutes les données que nous venons de rappeler : transformation du réseau en filaments minces; association régulière, deux à deux, de ces filaments, à partir du moment où ils commencent à se dégager du réseau; dualité persistante des anses pachytènes; dégagement ultérieur des deux filaments qui constituent ces anses, il nous semble qu'une seule interprétation est possible : les deux filaments qui dans chaque anse strepsitène sont entrelacés représentent deux filaments minces qui se sont dégagés du réseau et se sont entrelacés au stade zygotène. Cette conclusion est encore confirmée par ce fait rappelé plus haut, que souvent une même anse strepsinématique montre déjà dans certains tractus d'énormes écartements des deux filaments constitutifs, alors que d'autres tractus paraissent presque indivis. Cela donne au phénomène de dédoublement longitudinal un aspect essentiellement différent de ceux d'une division longitudinale et ne s'explique qu'en considérant les deux filaments entrelacés non pas comme d'authentiques moitiés longitudinales, mais comme des filaments indépendants associés.

Cela étant, comme d'autre part, ainsi que nous l'avons vu, les anses pachytènes sont en nombre réduit, il est impossible de ne pas considérer chacun des filaments minces qui se conjuguent deux à deux au stade zygotène comme ayant la valeur d'un chromosome somatique et par conséquent l'association deux par deux de ces filaments comme effectuant la pseudo-réduction. Cela est d'ailleurs directement démontré par l'observation de GRÉGOIRE rappelée plus haut, concernant l'origine des filaments minces dans l'*Allium*, en même temps que par les observations analogues des SCHREINER sur *Tomopteris*; de plus cela explique la grande indépendance manifestée par les branches entrelacées des noyaux strepsitènes.

Les anses strepsitènes dans le *Thysanozoon* sont donc des « paires de chromosomes », des « gemini » (1).

(1) Notre mémoire était rédigé, — il a été déposé pour un concours à la date du 31 mai, — lorsque nous avons pris connaissance de deux nouveaux mémoires, celui des SCHREINER sur le

II. Étape du grand accroissement.

Nons n'avons fait que peu d'observations à ce sujet : les figures publiées par SCHOCKAERT peuvent suffire, à la lumière de ce que nous venons d'établir concernant l'étape synaptique, pour interpréter l'étape du grand accroissement.

Après le stade strepsitène, le noyau ovocytaire passe par la disposition dictyée (WINIWARTER), dans laquelle la cavité nucléaire est remplie d'une sorte de réseau ; seulement il est clair à notre avis que les anses strepsitènes, quelles que soient leurs transformations, gardent durant ce stade une réelle autonomie et que ce sont elles qui après l'accroissement, en raccourcissant et épaississant leurs deux filaments constitutifs, deviennent les chromosomes à deux branches décrits par SCHOCKAERT à la fin de la prophase.

En premier lieu, que les chromosomes du stade strepsitène ne se désorganisent pas complètement pendant le grand accroissement, mais qu'ils y gardent en réalité leur autonomie, pour devenir les chromosomes hétérotypiques, cela ne peut laisser place à aucun doute. Nous pouvons faire appel aux considérations développées récemment par GRÉGOIRE (07 et 08), dans lesquelles l'auteur insiste sur l'identité des phénomènes de l'étape synaptique dans l'ovogénèse et dans la spermatogénèse, sur la nécessité de donner de part et d'autre à ces phénomènes une seule et même interprétation et d'admettre par conséquent que dans l'ovogénèse, non moins que dans la spermatogénèse (pour cette dernière, personne n'en doute), les anses strepsitènes persistent et deviennent les chromosomes définitifs. Cela s'applique tout particulièrement au *Thysanozoon*, dans lequel nous avons pu nous-même observer une évolution synaptique spermatocytaire absolument semblable aux stades correspondants de l'ovocyte. Ensuite l'étude du stade dictyé lui-même confirme cette conclusion. Au début de cette étape, nous voyons, FIG. 15, le réseau prendre naissance par une sorte de distension des anses strepsitènes, celles-ci montrant encore nettement l'entrelacement

---

Zoogonus et celui de TRINCI sur les reptiles. Les conclusions de ces auteurs sont en harmonie avec les nôtres en ce qui concerne la formation des « gemini ».

Le *Thysanozoon* vient ainsi s'ajouter à la série déjà longue des objets où on a observé une pseudo-réduction à l'aide d'un stade zygoténique, c'est-à-dire à l'aide d'un appariement de filaments minces, objets parmi lesquels nous mentionnerons spécialement le *Planaria gonocephala* étudié par SCHLEIP. (Note ajoutée pendant l'impression.)

caractéristique de leurs branches constitutives. Plus tard, dans le réseau constitué on trouve, fig. 44, 45, 46, 47, 48 de SCHOCKAERT, de nombreux exemples d'anses nettement distinctes, très reconnaissables encore à l'entrelacement de leurs branches, et on les voit devenir les chromosomes définitifs, fig. 1, 2, 3, 4 de SCHOCKAERT.

En second lieu, non seulement les chromosomes strepsitènes deviennent les chromosomes définitifs, mais même leurs branches entrelacées deviennent en se raccourcissant les branches constitutives de ces derniers. Cela résulte déjà de l'examen des figures de SCHOCKAERT montrant, fig. 46 et 47, des chromosomes à deux branches, qui d'un côté sont tout semblables aux gemini strepsitènes d'où ils proviennent et d'un autre côté tout semblables aux chromosomes définitifs à deux branches qu'ils vont devenir. Cela résulte ensuite de la comparaison entre le *Thysanozoon* et de nombreux objets à figures semblables, mais plus claires, dans lesquelles on voit sans aucun doute possible les deux branches de chaque geminus strepsitène devenir les deux branches d'un chromosome définitif.

CONCLUSIONS.

1° Un réseau nucléaire quiescent se reforme après la dernière cinèse goniale.

2° Le «grand accroissement» de l'ovocyte est précédé par une étape synaptique.

Durant cette étape :

a) le réseau se décompose graduellement à partir d'un pôle en des filaments minces qui se conjuguent deux à deux (noyau leptozygotène);

b) ainsi se forment des anses épaisses en nombre réduit, disposées en bouquet (noyau pachytène);

c) ces anses se «dédoublent» ensuite longitudinalement et sont alors constituées de deux filaments largement entrelacés (noyau strepsitène ou diplotène);

d) les anses pachytènes demeurent en réalité doubles tout le temps;

e) les deux filaments de chaque anse strepsitène ne sont autres que les deux filaments qui se sont associés au stade zygotène;

f) ces filaments représentent chacun un chromosome somatique et par conséquent l'étape synaptique effectue la pseudo-réduction par la conjugaison deux à deux des n chromosomes somatiques en $\frac{n}{2}$ gemini.

3° Pendant le « grand accroissement », le noyau ou vésicule germinative possède une structure dictyée, mais au sein de celle-ci les anses strepsitènes persistent autonomes, pour devenir les chromosomes définitifs à deux branches.

4° Vanderstricht (97) et Schockaert (02) ayant démontré définitivement que la première cinèse sépare les deux branches constitutives de chaque chromosome, il en résulte que cette cinèse est réductionnelle, puisque chaque branche représente en réalité un chromosome somatique. Le *Thysanozoon* vérifie donc le type de préréduction zygoténique (Grégoire 07_2).

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1905 *Dublin, L.* : The history of the Germ Cells in *Pedicellina americana*; Ann. of New-York Ac. of Sc., vol. XVI.

1905 *Farmer, J. B., et Moore, J.E.S.* : On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants; Quart. Jour. mic. Sci., 48.

1906 *Fick, R.* : Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln; Ergebn. Anat. Entw., vol. XVI.

1908 *Goldschmidt, N.* : Ueber das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des *Dicrocœlium lanceatum*; Arch. für Zellforschung, B^d I, Heft 1.

1907_1 *Grégoire, V.* : La formation des gémini hétérotypiques dans les végétaux; La Cellule, tome XXIV.

1907_2 » : Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne; Ann. Soc. Roy. Zool. et Malac. de Belgique, t. XLII.

1908 » : Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée?; La Cellule, tome XXV.

1906 *Grégoire et Deton* : Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis*; La Cellule, t. XXIII.

1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les *Tritons*; La Cellule, t. XIX.

1905 » : Évolution des auxocytes mâles du *Batracoseps attenuatus*; La Cellule, t. XXII.

1907 *Meves* : Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica L.*) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion; Arch. f. mikr. An., B^d LXX.

1906 *Moore, J.E.S., et Walker, E.L.S.* : The maiotic process in Mammalia; Cancer Research Laboratories, Liverpool.

1903 *Montgomery, T. H.* : The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance; Biol. Bull., IV.

1906 *Schleip* : Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala*; Zool. Jahrb., XXIII.

1901 *Schockaert, R* : L'ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchii*, Ie partie; La Cellule, tome XVIII.

1902 » : L'ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchii*, IIe partie; La Cellule, tome XX.

1904 *Schreiner, A. und K. E.* : Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion; Anat. Anz., Bd XXIV.

1906_1 » : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen : I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onixiformis;* Arch. de Biol., t. XXII.

1906_2 » : Neue Studien, etc. : II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen in *Salamandra maculosa, Spinax niger* und *Myxine glutinosa;* Arch. de Biol., t. XXII.

1908 » : Gibt es eine parallele Conjugation der Chromosomen?; Christiania Nansen's Fund.

1908 » : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Zoogonus mirus;* Christiania Nansen's Fund.

1908 *Trinci* : L'evoluzione dell' elemento cromatico nell'oogenesi dei Sauri durante il primo periodo postgoniale; Mem. della R. Accad. Scienze, Bologna.

1897 *Vanderstricht, O.* : La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon Brocchii;* Arch. de Biol., t. XV.

1907 *Van Mollé, J.* : Les spermatocytes de l'écureuil; La Cellule, t. XXIV.

1900 *Winiwarter (von), H.* : Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme); Arch. de Biol., t. XVII.

EXPLICATION DES FIGURES.

Nos dessins ont été faits, sauf celui de la FIG. **3**, *à l'aide de l'objectif* 1,30 *ou de l'objectif* 1,40 ZEISS, *tous deux de distance focale* 2 *mm., et de l'oculaire compensateur* 12 *Pour la* FIG. **3**, *nous nous sommes servi de l'oculaire* 18. *Notre pupitre à dessiner se trouvait à la hauteur de la platine du microscope.*

FIG. **1**. Noyau quiescent après la dernière cinèse ovogoniale.

FIG **2**. Début du stade leptotène et zygotène. Filaments minces se dégageant en un pôle du noyau et s'y associant deux par deux.

FIG. **3**, **4**, **5**. Noyaux leptozygotènes. Formation graduelle des anses pachytènes doubles à filaments entrelacés. On y voit, surtout FIG. **3**, les deux filaments déjà conjugués en un pôle, encore engagés dans le réseau au pôle opposé. Absence de contraction synaptique

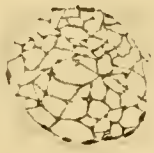
FIG. **6**, **7**, **8**, **9**. Noyaux pachytènes. Traces de dualité dans les anses du bouquet. Apparente contraction synaptique, due peut-être à l'agrandissement de la vacuole nucléaire.

FIG. **10**. Distension des anses chromosomiques dans la cavité nucléaire.

FIG. **11**. **12**. « Dédoublement longitudinal. » Écartement, considérable par endroits, des filaments entrelacés.

FIG. **13**, **14**. Anses strepsitènes ou diplotènes (gemini).

FIG. **15**. Distension des gemini passant au stade dictyé.



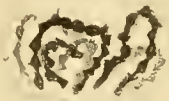
1.

2.

3.

4.

5.

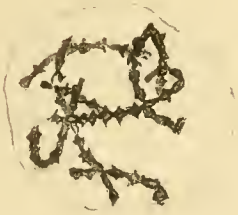


6.

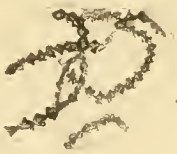
7.

8.

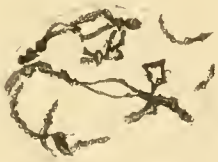
9.



10.



11.



12.

13.

14.

15.

W. Deton. ad. nat. del. Imp. L. Mousset. Brux. J. Singelée, lith.

SPERMATOGÉNÈSE DANS LES BATRACIENS.

IV.

LA SPERMATOGÉNÈSE

DANS

L'ALYTES OBSTETRICANS

PAR

F. A. JANSSENS & Joseph WILLEMS

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

CANDIDAT EN MÉDECINE.

(*Mémoire déposé le 15 septembre 1908.*)

La Spermatogénèse dans l'Alytes obstetricans.

L'*Alytes obstetricans* est ce joli petit batracien connu par tous les naturalistes pour l'originalité de ses mœurs et son chant particulièrement mélodieux. Il est assez commun en Belgique, surtout dans la partie élevée du pays.

Les gonades mâles de cet animal ont la forme de petites sphères de 2 à 2 1/2 mm. de diamètre. Par leur organisation anatomique, elles se distinguent très nettement des testicules de tous les autres batraciens. Sur une coupe équatoriale de cette sphérule, on reconnaît l'existence de sacs en forme de cônes, dont les sommets aboutissent au centre de la sphère et dont les bases forment la surface de celle-ci. A leur sommet, ces acini sont ouverts et le produit de la glande se déverse par un canal qui part du centre et sort du côté du rein.

Les surfaces internes de ces sacs sont couvertes par des massifs cellulaires groupés en nids ou cystes formés d'éléments semblables. Nous ne sommes pas parvenus à trouver un ordre quelconque dans la façon dont ces nids sont disposés, ni à déterminer de quelle manière les divers stades s'y succèdent. Ce fait constitue une des difficultés dans l'étude de la spermatogénèse de l'*Alytes*. On trouve, côte à côte, des nids à spermatogonies, à spermies plus ou moins achevées et à spermatocytes à tous les stades de développement. La sériation doit être faite par l'observateur, et il lui faut une grande habitude de ces sortes de figures pour acquérir la certitude d'une sériation exacte. Cette dernière garde, malgré tout, un caractère subjectif.

C'est l'existence simultanée dans les figures cinétiques de chromosomes de dimensions très diverses, qui nous a déterminés à entreprendre l'étude de cette espèce. Il nous a paru intéressant de rechercher de quelle manière ces divers organites allaient se comporter pendant la réduction et, surtout, pendant les deux cinèses de maturation. Dans la plupart des anoures, les chromosomes hétérotypiques sont en même temps extrêmement petits et très mal formés. Il était utile de soumettre à un sérieux examen un animal qui eût, dans une même figure, les beaux chromosomes des urodèles et les formations rabougries de la plupart des anoures. Les figures de ceux-là pourraient peut-être servir à interpréter les énigmes de ceux-ci.

Les préparations qui ont servi de matériel à cette étude ont été faites, en partie par nous, en partie par M. Roelants, ancien assistant, et enfin par le garçon de laboratoire.

Comme liquides fixateurs, nous avons employé les liqueurs de Gilson, Bouin, Flemming et Hermann. C'est la liqueur de Bouin qui fournit les préparations le moins rétractées; celle d'Hermann donne une plus grande netteté aux chromosomes.

La coloration a été faite par l'hématoxyline ferrique et le rouge Congo; l'observation, aux lentilles de Zeiss 2 mm. 1,30 et 1,40, Koristka 1,5 mm. 1,30, et surtout au fluoritsystème 1,4 mm. 1,32 de Winkel.

Les figures ont été dessinées à la chambre claire d'Abbé à la hauteur de la table. Nous n'avons pas cru inutile d'ajouter une planche de photocollographies. Nous savons très bien qu'il est impossible de donner une idée exacte des images que l'observateur a sous les yeux, quand il manie la vis micrométrique. La photographie ne reproduit qu'un seul plan de vision nette. Nous croyons cependant que cette planche contribuera pour sa part à élucider le texte.

Chapitre I.

Cinèses somatiques.

Les cellules-mères primitives (Janssens, 1901) sont de dimensions plus grandes que les lignées suivantes. Leur protoplasme est plus abondant et on y trouve généralement le centrosome, muni de deux corpuscules centraux ou centrioles, entouré d'un réseau plus dense et plus abondant. Dans les autres parties, le protoplasme est très vacuoleux et les espaces vides

dans les coupes, après enrobage, semblent avoir été, sur le vivant, occupés par des corps graisseux, FIG. 2. Nous n'avons pas porté plus particulièrement notre attention sur les chondriomites ou mitochondries qu'il pourrait renfermer et sur lesquels les travaux de VANDERSTRICHT, MEVES et DUESBURG ont appelé l'attention dans ces derniers temps. L'un de nous s'occupe de cette question sur un autre batracien, dont le protoplasme est en général plus riche que celui de l'*Alytes*.

Le noyau des cellules-mères a souvent la forme d'un turban : il est muni d'un enfoncement dans lequel est logée une partie du protoplasme réticulé. Il est largement vacuoleux (PHOT. 1) et dans les parties visibles de l'élément nucléinien on trouve souvent les filaments spiralés sur lesquels JANSSENS a appelé l'attention en 1901 et qui semblent jouer un grand rôle dans l'étape du repos, d'après un travail récent de KRISTINE BONNEVIE. L'un de nous se réserve de revenir sur ce sujet dans un prochain mémoire : le présent objet ne se prête d'ailleurs pas à ce genre d'étude.

Chromosomes jumeaux.

Dans ces cellules, les premières cinèses somatiques donnent des métaphases très belles, dont il a été possible d'étudier *tous* les éléments. Nous observons *très clairement* dans ces couronnes l'existence d'une série double de chromosomes étrangement semblables, deux à deux. Ce fait a été, pensons-nous, observé pour la première fois dans le testicule des batraciens par MONTGOMERY (1901), mais n'avait, à notre connaissance, plus été confirmé par personne, pour cet ordre, alors que plusieurs auteurs en ont donné des exemples très remarquables pour les hémiptères (SUTTON (2) 1902, WILSON (1, 2, 3) 1905, etc.) et qu'on a retrouvé la chose ailleurs (BONNEVIE (2) 1905, ROSENBERG 1907, etc.). Nous avons tâché de reproduire dans notre FIG. 1 les divers chromosomes d'une même couronne particulièrement claire. Le dessin leur conserve à peu près la position qu'ils occupent sur le fuseau à diverses profondeurs. Nous y trouvons *trois groupes jumeaux* de *longs chromosomes* nettement *incurvés en* V et en réalité beaucoup plus longs que ne le figure notre dessin, attendu que leurs branches se présentent en raccourci. Ce sont les *jumeaux* 1-2, 3-4 et 9-10. Puis nous trouvons *cinq groupes de chromosomes moyens* peu ou pas incurvés : nous les nommons des *bâtonnets*. Ce sont les *jumeaux* 5-6, 7-8, 11-12, 19-20 et 29-30. Viennent enfin les *petits chromosomes* qui sont presque sphériques. Ils ont une forme *bactéroïde*. Malgré cela on les apparie assez facilement. Nous y

trouvons les *huit jumeaux* : 13-14, 15-16, 17-18, 21-22, 23-24, 25-26, 27-28, 31-32. Certains de ces jumeaux rentrent un peu difficilement dans la classe que nous leur assignons : 19-20 et 29-30 sont de grands *bâtonnets*, ce sont de *petits* V, comme 27-28 sont de grands *bactéroïdes*, mais de fort petits *bâtonnets*. Ce qu'il y a de plus remarquable dans la disposition dont nous parlons, c'est que les chromosomes semblables sont *ici* très rapprochés. Ce fait n'a pas été signalé jusqu'à présent, à notre connaissance, et donne certainement à notre *Alytes* un intérêt particulier. Il facilite l'explication de la conjugaison des chromosomes pendant la période auxocytaire.

Le fait que ces chromosomes se représentent avec leurs grandeurs relatives à travers toutes les divisions, tant somatiques que sexuelles, est un des plus puissants arguments en faveur de la théorie de la permanence des chromosomes.

Mais, outre ces 32 chromosomes appariés, nous en trouvons un, bien nettement visible, séparé des autres, auquel nous ne parvenons pas à trouver de jumeau. Ce chromosome marqué 29 a-t-il la signification du chromosome « accessoire » que les auteurs américains ont trouvé et décrit dans les hémiptères? Nous ne pourrions complètement répondre à cette question, car nous ne le retrouvons plus comme tel pendant la période auxocytaire et les cinèses de maturation. Nous y reviendrons à l'occasion de la description de ces étapes.

Nucléoles.

Il nous reste un mot à dire à propos des nucléoles qu'on trouve dans les noyaux des spermatogonies. Quelques-unes d'entre ces formations rappellent le chromoplaste du *Batracoseps* (Janssens, p. 390), et des nucléoles décrits par Mlle Bonnevie dans l'*Enteroxenos*, mais se rapprochent plus encore du nucléole décrit par Van Mollé dans les spermatogonies de l'écureuil. Des filaments chromosomiques nombreux y entrent et en sortent et, au moment de la reconstitution du chromosome, cette formation disparait graduellement.

Des chromoplastes de ce genre-là ne sont pas à confondre avec les nucléoles véritables, qui n'ont aucune relation avec les chromosomes et sont presque toujours entourés d'une aréole claire. Ces derniers ne se trouvent pas dans les spermatogonies de l'*Alytes*, mais on en trouve de typiques dans l'intercinèse. Qu'on nous permette d'en dire ici le peu que l'observation nous en apprend. Ces nucléoles apparaissent au moment de la ferme-

ture de la vacuole nucléaire après les télophases de l'hétérotypie. Les chromosomes disposés en forme de couronne creuse laissent entre leurs extrémités un espace vide. Dès que cet espace est fermé par la membrane nucléaire, on y voit apparaître une masse très légèrement colorable du côté de l'ouverture des V. Cette masse possède d'abord une forme quelconque, FIG. 27 (au bas de la cavité nucléaire), mais, bientôt, elle prend la forme d'équilibre d'une substance demi-visqueuse et indépendante, c'est-à-dire la forme d'une petite sphère, FIG. 29. Dès que la membrane nucléaire disparaît aux premiers stades de l'homéotypie, ce nucléole disparaît aussi. On dirait qu'il difflue dans le protoplasme. Ces remarques nous font croire que ces nucléoles sont formés par de la substance protoplasmatique inclue accidentellement dans la cavité nucléaire lors de la fermeture de la vacuole nucléaire (Note 1).

CHAPITRE II.

Cinèses de maturation.

Synapsis.

Nous insistons sur ce qui a été écrit à propos de ce « stade » depuis longtemps déjà, par l'un de nous [JANSSENS (1)]. Comme dans le *Triton*, le synapsis ne se manifeste que dans les objets *imparfaitement* fixés.

MEVES (1) et bien d'autres auteurs sont d'accord avec nous pour éviter d'employer ce mot ambigu de synapsis, qui ne correspond à aucune réalité bien définissable. Nous sommes heureux de constater que notre opinion à ce sujet gagne du terrain [MARÉCHAL (1), G. GRÉGOIRE (2)] chez ceux qui ignorent que nous l'ayons jamais émise. C'est là une preuve en faveur de son objectivité.

Dans les objets mal traités, toute une série de phénomènes des plus importants est masquée par ce grumeau indéchiffrable. Il s'attaque surtout aux cellules qui sont aux stades lepto- et amphitènes. Heureusement, l'*Alytes* est moins sensible, à ce point de vue, que d'autres batraciens.

Zygosomes.

On sait que l'évolution entière du spermatocyte est divisée en deux périodes par le stade pachytène, FIG. 6, stade des *zygosomes*, comme STRASBURGER l'appelle. Les *anses pachytènes* nous y apparaissent presque toujours d'une unité très remarquable. JANSSENS (1, 2, 3) a insisté sur ce fait. Après cela,

peut-on bien, avec droit, parler ici de pseudo-réduction et ne s'agit-il pas au contraire d'une réduction véritable. Il est vrai que même dans ce stade on trouve, de ci, de là, des indications d'un clivage longitudinal (voyez FIG. 6 un certain nombre de chromosomes à la droite de la figure). Les chromosomes conjugués pendant le stade précédent resteraient-ils séparés pendant le bouquet pachytène tout en étant très rapprochés. V. GRÉGOIRE (2), d'après des figures prises sur le *Lilium speciosum*, défend comme certaine « l'absence totale de toute fusion entre les filaments associés » (*). Ce qui est un fait, c'est que dans bien des cas les noyaux pachytènes sont d'une unité remarquable. Ce même fait a frappé F. VEJDOVSKY, qui pense pouvoir affirmer aussi en toute certitude, en parlant de cette question, p. 68, que « es ist keine « Scheinreduction », sondern echte Zahlreduction, denn die « kopulierte Chromosomen sind nicht mehr dieselben, wie die chroma- « tischen Körperchen der Oogenien ». Nous ferons remarquer que les deux zygosomes sont là bien rapprochés pendant longtemps et que, s'il n'y a pas fusion ou échange entr'eux, on se demande s'il ne se passe pas cependant des phénomènes très importants, pendant que ces deux éléments semblent si intimement unis et sont en tout cas très rapprochés.

Stade amphitène.

Ce qui se passe *avant* le stade *pachytène* est le *contrepied* de ce que l'on observe *après*. Il suffit de comparer les PHOTOGR. **6**, **7**, d'un côté et **15** de l'autre pour être frappé par leur différence d'aspect. Les noyaux 6, 7 sont encombrés de filaments fins, dont quelques-uns courent parallèlement; les noyaux, PHOT. **15**, sont beaucoup moins encombrés, quoique les filaments qui s'y trouvent soient plus épais. Ce fait devient encore plus frappant quand on compare des dessins comme FIG. **3** et FIG. **6**. De plus, entre les deux bouquets leptotènes et pachytènes, dont il s'agit ici, comme le lecteur le sait, il existe un stade très caractéristique, dans lequel on trouve, du côté du noyau tourné vers le diplocentre, des chromosomes épais et du côté opposé des chromosomes fins. C'est ce qui a été désigné par JANSSENS (3) sous le nom de stade *amphitène*. Il n'y a aucun stade, dans les prophases somatiques, qui puisse être comparé à cela. Nous savons bien que les filaments spiralés qui apparaissent dans les premières étapes d'une cinèse somatique sont beaucoup plus fins que les chromosomes achevés, mais jamais, on ne trouve, dans un même noyau, ces deux sortes de chromo-

(*) Nous avons nous-même vu dans les noyaux pachytènes du *rat* des figures analogues dont les dessins sont prêts depuis plus d'une année. F. A JANSSENS.

somes si nettement individualisés et séparés, de telle façon que, si on devait cacher une moitié du noyau, on croirait avoir devant soi un spirème commençant et, si on couvrait l'autre moitié, on croirait voir un spirème épais complètement formé. Nous avouons que, dans l'*Alytes*, cette image n'est pas aussi nette que dans le *Batracoseps*, mais beaucoup d'auteurs, parmi lesquels il faut surtout citer M. et Mme Schreiner dans une série de travaux excellents, l'ont vue comme nous depuis que cet aspect a été pour la première fois nettement décrit par J. Berghs (1). Il n'est pas difficile de le reconnaître ici. Dans certains cas, on peut même voir très nettement que le filament épais résulte de l'association de deux filaments minces.

Les deux filaments leptotènes qui se conjuguent sont parfois parallèles sur une partie de leur parcours ou, du moins, ne s'éloignent pas beaucoup l'un de l'autre. Dans ce cas, *a priori*, on pourrait dire que la confusion est possible entre l'*amphitène* dont nous parlons ici et un stade postérieur au bouquet épais, le stade *diplotène* ou commencement du *Strepsinema*. Mais nous ferons remarquer, en quelques mots, quels sont les caractères distinctifs de ces deux stades et nous dirons même, sans crainte d'être contredits par ceux qui ont *vu*, qu'il est difficile de se tromper et de prendre l'*amphitène* pour un *Strepsinema*.

1° Dans le stade amphitène, nous trouvons des noyaux presque complètement sphériques et sensiblement plus petits que ceux du *Strepsinema*. Un nid amphitène a, de par cela tout seul, un tout autre aspect qu'un nid diplotène. 2° Les filaments qui s'associent pendant la conjugaison sont beaucoup plus ondulants que ceux du diplotène et ils sont rarement parallèles, le plus souvent ils sont au contraire isolés. 3° Les filaments leptotènes viennent parfois de directions très éloignées pour se réunir en un chromosome pachytène. Cette remarque, à elle seule, suffit pour poser une distinction très nette entre ces deux stades. Dans une réponse remplie de choses que M. et Mme Schreiner (3) ont faite à Fr. Meves (1), ils appuient sur cette considération et font honneur au mémoire d'un de nous, Janssens (3), en le citant comme argument en faveur de leur thèse. Ils fournissent, comme si cela était encore nécessaire après le travail si brillant qu'ils ont fait paraître sur cet animal (1), de nouveaux dessins pris dans le *Tomopteris*. Aussi la série de leurs fig. 10 à 18 est, à elle seule, une démonstration de leur thèse, qui est aussi la nôtre. Les fig. 13, 15, 16 et 17 des auteurs norvégiens sont, à ce point de vue, absolument convaincantes.

Nous nous permettons de rappeler à l'attention du lecteur les diverses figures de la planche IV de JANSSENS (3) et plus particulièrement les fig. 25, 30, 31, 34, etc. La réponse de M. et Mme SCHREINER nous dispense de revenir à notre tour sur cette question. Nous ferons cependant remarquer qu'il y a, selon nous, un fait qui explique comment un aussi bon observateur que MEVES n'a pas vu encore le détail dont il est ici question. A notre avis, le testicule de la salamandre n'est pas un objet très favorable pour l'observer. Quand on a *vu des images aussi convaincantes* que celles du *Batracoseps* et que celles aussi du *Tomopteris* à en juger par la série des belles reproductions de M. et Mme SCHREINER, on fait des efforts pour les retrouver ailleurs. Ces efforts peuvent aboutir, à preuve les dessins de M. et Mme SCHREINER dans la salamandre, mais cet objet n'est pas de ceux qui entraînent la conviction. L'un de nous en sait quelque chose, puisqu'il a écrit (JANSSENS (3), p. 51 en note) : „Nous nous expliquons très bien, quand nous revoyons nos meilleures préparations des urodèles indigènes, que nous ne soyons pas arrivé en 1901 à trouver les divers aspects dont nous parlons ici. Ce stade se retrouve en effet, mais plus difficilement.“ Aussi aurions-nous hésité à admettre la thèse de nos savants devanciers botanistes et autres, malgré les très beaux exemples qu'ils fournissent, si nous n'avions eu que la salamandre et le triton pour nous convaincre.

Dans l'*Alytes*, les figures sont beaucoup plus belles que dans nos urodèles belges. Il n'est pas rare d'y voir deux filaments fins se réunir et se confondre en un filament pachytène unique, FIG. 4 et 5. Mais ce qui frappe dans tous les nids amphitènes, c'est la coexistence de filaments fins isolés et de filaments gros dans les mêmes noyaux, les filaments fins ayant exactement la moitié de l'épaisseur des gros, sans formations d'épaisseur intermédiaire, PHOT. 8 à 14 (Note 2).

Du stade pachytène aux dyades.

Ce qui se passe après le pachytène est connu depuis longtemps et l'accord semble se faire ici de plus en plus, surtout depuis la synthèse si intéressante qui en a été faite par notre collègue V. GRÉGOIRE (2). Ce fait est encore bien mis en lumière par une étude de G. TRINCI sur les phénomènes de la maturation.

Les anses pachytènes sont ici moins nettement orientées que dans beaucoup d'autres objets. Il est cependant possible de poursuivre le clivage longitudinal depuis ces anses jusqu'à la production des dyades. Nous ne pensons pas qu'on puisse douter encore de ce fait. D'ailleurs dans certains

cas les anses déjà presque complètement transformées en dyades conservent leur forme caractéristique en **U**, PHOT. **19** en haut à gauche, FIG. **10** et **11** en haut et à droite. Les deux éléments des chromosomes jumeaux proviennent sans aucun doute possible du clivage d'une anse pachytène unique. Dès que les dyades sont nettement formées, les chromosomes se *raccourcissent beaucoup* en même temps qu'ils s'épaississent. C'est ainsi que se forment ces dyades trapues qui se retrouvent dans la plupart des anoures et en particulier dans le crapaud et la grenouille. Quelque soit le raccourcissement qui se produise dans l'*Alytes*, les deux éléments des dyades restent toujours visibles et identifiables, surtout dans les objets soigneusement fixés.

Dyades en anneau.

Nous trouvons dans notre objet les chromosomes en anneau, en **V**, **X** et **Y** qui ont été si souvent décrits. Un chromosome en anneau (« ring shaped ») est formé non par une anse dont les deux extrémités libres se seraient soudées comme MONTGOMERY l'a admis, mais bien aux dépens d'un filament pachytène primitivement unique, clivé longitudinalement pour former une dyade, dont les parties médianes se sont écartées dans la suite, tandis que les deux extrémités restent très rapprochées et parfois même restent soudées (Note 3). Pour se convaincre de cette proposition, il faut suivre pas à pas l'évolution des anses *pachytènes* à travers les FIG. *diplotènes* **7**, **8**, **9**, le *Strepsinema* **10**, **11**, la formation des *dyades* **11**, **12**, **13**, jusqu'à *la mise au fuseau* de ces dernières **14**. On peut aussi considérer les PHOT. **16**, **17**, **18**, **19** et **20**, pour se faire une idée de l'aspect des nids à ces différents stades.

L'on poursuit sans peine les dyades jusqu'immédiatement avant la résolution de la membrane nucléaire, FIG. **14** en haut. Mais dès que la membrane disparait, la masse chromatique se condense en un grumeau difficilement déchiffrable (même fig. à gauche), d'où très rapidement les chromosomes resortent, déjà pris et étirés par les filaments du fuseau, mais très reconnaissables encore comme dyades hétérotypiques, avec leurs extrémités souvent enroulées, FIG. **14** en bas. De là on passe, graduellement, à un étirement plus prononcé, FIG. **14** à droite, pendant la mise au fuseau définitive et avant la disposition en couronne régulière, FIG. **15** et PHOT. **21**, **22** et **23**.

Dyades en V, X *et* Y.

Outre les formes «en anneau», nous trouvons à ce moment les formes en V, en X et en Y, qui ont été déjà signalées par BELAJEFF et depuis par tous les auteurs qui ont eu affaire à des chromosomes courts : PHOT. **18** et **20**, FIG. **12** et **13**. Elles résultent en toute évidence du clivage longitudinal de filaments pachytènes, FIG. **8**, **9**, **11**, **13**, et se mettent au fuseau en insertion probablement terminale, FIG. **14** à droite, **15** et **17** à gauche (voyez GRÉGOIRE (1) et DE SINETY). Aux ascensions polaires, les deux éléments de ces sortes de dyades raccourcies sont transportés aux deux pôles de l'hétérotypie. Nous verrons, plus bas, ce qu'ils y deviennent.

Dimensions individuelles des chromosomes.

Il nous faut dire quelques mots à présent de la FIG. **12**. L'objet qui nous a fourni le dessin était d'une remarquable clarté. Il nous a été possible d'y compter le nombre des dyades et d'en prendre la figure exacte (*). Nous y trouvons : 1° *trois dyades* particulièrement *longues* constituées par deux anses incurvées comme des *chromosomes en* V dont les branches se seraient enroulées (comparez FIG. **11**); 2° *cinq dyades* de *chromosomes moyens* en forme de *bâtonnets*, parmi lesquelles deux un peu plus grandes, dont l'une (à droite) composée de chromosomes recourbés; enfin 3° les autres dyades sont formées par des *bactéroïdes* plus ou moins allongés. On compte 8 de ces dernières, trois à droite en bas et cinq à gauche en haut. La ressemblance entre cette figure et ce que nous avons décrit dans la couronne somatique, FIG. **1**, est très frappante et elle nous induit avec une très grande probabilité à dire que les dyades hétérotypiques sont les mêmes que les jumeaux somatiques et en sont des descendants immédiats. Nous avons tâché de poursuivre ces dyades à travers toute l'hétérotypie et l'homéotypie et nous y sommes parvenus quoique parfois avec difficulté. Il se fait en effet assez souvent que les figures de maturation, les hétérotypiques surtout, sont d'une analyse très difficile. On retrouve assez facilement les trois longues dyades en V de la première série et les petits V de la deuxième. Mais il y a ici des différences individuelles de couronne à couronne

(*) A côté de ce noyau s'en trouvaient plusieurs autres aussi clairs et dont les longues dyades étaient nettement incurvées en anses doubles. Nous avons pris le dessin du noyau de la FIG. **12**, parce qu'il était moins compliqué à rendre, attendu que les chromosomes tournent leur concavité vers l'observateur. Nous n'avons pas trouvé utile de représenter cette courbure dans le dessin.

et d'animal à animal. Dans certains animaux, tous les éléments chromosomiaux sont réduits. La FIG. 17 a été prise sur un animal de ce genre. De telles anaphases ressemblent beaucoup à celles des *Bufo* et c'est là une raison très sérieuse pour croire que dans le *Bufo*, principalement le *Bufo vulgaris*, où tout est si extraordinairement ramassé et trapu qu'il est presqu'impossible d'y trouver encore une forme chromosomiale quelconque, les choses se passent comme dans notre *Alytes*.

Ces différences entre les figures se retrouvent dans l'homéotypie. Les FIG. 31 et 32 en sont des exemples frappants. Dans la dernière où les chromosomes sont beaucoup plus longs, il n'est pas difficile de retrouver les trois classes dont nous parlons ici. Dans la FIG. 32 *a*, on trouve une paire de V longs. Les figures *b* et *c* représentent les deux autres V doubles longs de cette même couronne (ils ont été dessinés à côté de la figure pour ne pas compliquer le dessin). On reconnaît ensuite deux autres groupes de petits V ou *bâtonnets* légèrement incurvés, l'un d'eux se trouve au milieu et en haut de la couronne et l'autre en bas et à droite. Mais même dans la FIG. 31 les mêmes distinctions individuelles s'observent. Malgré la petitesse de l'ensemble, on distingue très bien entre chromosomes longs et courts.

Comme le fait fort justement remarquer MONTGOMERY (3), de tels faits sont des arguments très puissants en faveur de la théorie de la permanence des chromosomes.

Cinèses de maturation.

Quelle que soit la longueur ou la petitesse des chromosomes, leur histoire est fondamentalement la même au point de vue de l'origine des dyades et de leur sort dans les cinèses de maturation. Cette proposition est d'une démonstration facile pour la constitution des dyades après le bouquet pachytène, FIG. 6. Déjà à ce stade il est possible de voir que le spirème n'est pas constitué par un filament unique, mais bien par une série de tronçons. Or, parmi ceux-ci il y en a un certain nombre qui sont remarquablement *courts* et bien nettement interrompus. La FIG. 6 montre un de ces chromosomes demi-longs aux environs du diplocentre. Il s'éloigne d'abord vers la droite en longeant la membrane nucléaire, se recourbe ensuite à angle droit et se termine brusquement et nettement. On en trouve de plus courts encore. Dans les noyaux diplotènes, ces bâtonnets pachytènes se clivent longitudinalement, FIG. 8. Leurs branches peuvent s'écarter plus ou moins dans la suite, FIG. 9, et ils donneront enfin naissance à ces figures

en X, V et Y dont nous avons déjà parlé. Leur sort est, comme on le voit, absolument comparable à celui des plus longs chromosomes. Si nous les poursuivons plus loin, nous les trouvons à côté des chromosomes longs subissant les mêmes modifications qu'eux. Aux *anaphases hétérotypiques* par exemple, on les voit dans les cas les plus clairs se diviser longitudinalement et l'on observe alors de petits V remontant aux pôles, FIG. 19 *b*. Parfois à la pointe de ces V il existe une lacune V. Pour les plus petits *bactéroïdes*, l'observation devient ici très difficile. Presque toujours cependant les petites boules remontant aux pôles ont une forme de biscuit, de ∞ ou de cœur, FIG. 20. C'est là une indication non équivoque de division et, vu le sens de l'insertion, il faut admettre qu'elle est longitudinale.

Pendant ce temps, les *longs chromosomes* prennent la forme de V doubles, dont les branches sont parfois très inégales, FIG. 18, 19 *b* et 20. Les branches de ces derniers apparaissent encore longtemps appariées à travers les tassements polaires, FIG. 21, jusqu'aux télophases les plus avancées, 22, 23, 24, 25 et 27, et ne se *perdent même pas totalement au repos de l'intercinèse*, pour reparaître avec toutes leurs caractéristiques aux prophases homéotypiques, FIG. 28 et 30.

Enfin les *bâtonnets moyens* se développent parallèlement aux deux autres modalités chromosomiales. Ils ont en général une insertion subterminale, rarement médiane, FIG. 18, et il arrive que le bout le plus court, la queue comme dit GRÉGOIRE (1), ne se clive que tardivement. On a alors des V à queue, FIG. 19 *a* en haut et 20 en haut et au milieu. D'autres fois, et probablement toujours plus ou moins tardivement, la queue se clive aussi, FIG. 18 en bas et FIG. 20 à droite.

Il y a enfin aux anaphases homéotypiques une particularité dont nous voulons dire un mot. Les chromosomes se mettent à la figure avec les pointes de leur V tournées vers le centre de la couronne, mais l'ascension polaire ne se fait pas, comme si les filaments rétracteurs étaient fixés à cet endroit. Une des branches des V remonte en effet le long de ces filaments, FIG. 33, et les chromosomes semblent dès ce moment tous insérés par leurs bouts. Les anaphases avancées ou couronnes polaires prennent de par ce fait une figure toute spéciale. L'un de nous a déjà eu l'occasion d'appeler l'attention sur ce changement d'insertion des bâtonnets à la figure homéotypique à propos de la figure du 2me polocyte dans l'*Aplysia* (JANSSENS et ELRINGTON, p. 322).

* * *

Il n'a plus été question, comme on le remarquera, du petit bactéroïde impair signalé au commencement de ce mémoire et qui existe sans aucun doute dans la métaphase représentée en notre FIG. 1,29*. C'est que, en effet, nous ne trouvons plus trace d'une telle production à travers toute la lignée spermatocytaire. Nous trouvons par contre deux productions dont nous ignorons la nature et la signification. Aussi n'en dirons nous qu'un mot. Dans les noyaux en *Strepsinema* et plus tard quand les dyades sont bien formées, on trouve *souvent* entre les chromosomes un corps bâtonnoïde, FIG. 10 et 13 *a*, *b*. Mais nous devons ajouter que parfois des formations analogues se trouvent dans le protoplasme. On retrouve parfois ces productions jusque dans les intercinèses, FIG. 24 en haut. Nous n'en savons rien de plus malgré tout le mal que nous nous sommes donné pour le découvrir. Il est possible que ce soient des cristaux (rien entre nicols).

Une deuxième production énigmatique se trouve dans le protoplasme des spermatocytes sous forme d'une sphère intensément colorable. On la trouve souvent à côté du fuseau hétérotypique ou à l'intérieur de ce dernier. Mais il ne s'y divise pas ni lors de l'hétérotypie, FIG. 22, 23 en haut, 24, 25 en bas et 26, ni lors de l'homéotypie, FIG. 32 à droite, le globule noir le plus bas, et 35 en haut. Il ne peut donc pas être comparé, comme nous l'avions d'abord pensé, à un chromosome accessoire, ni même à l'«acroblaste» de Miss HELEN DEAN KING, qui se divise, lui, d'une façon très régulière.

NOTE I.

Il est probable que du côté où se forme le chromoplaste, c'est-à-dire du côté proximal par rapport au centrosome, ou du côté de la courbure des V chromosomiaux, une partie plus ou moins importante du protoplasme se trouve aussi incorporée dans la vacuole nucléaire. Cette partie pourra alors, dans une évolution ultérieure, se détacher des chromosomes, comme cela semble être le cas dans l'*Enteroxenos*, d'après Mlle BONNEVIE. Une telle séparation pourrait se faire aussi aux prophases de la cinèse. Nous pensons qu'il en est ainsi pour le «plasmosome» de la cellule nerveuse d'après la description de notre collègue J. HAVET.

En nous fondant sur ces considérations et d'autres faites tant à propos de nos observations personnelles qu'à propos de nos lectures, nous pensons pouvoir proposer une classification générale des nucléoles. Nous les distribuons en trois catégories : 1° les chromoplastes, 2° les nucléoles proprement dits et 3 les plasmosomes.

I. **Chromoplastes.** Dans ce premier groupe, nous trouvons les *nucléoles prenant leur origine dans les chromosomes* et que nous proposons d'appeler « **chromoplastes** ». Ces nucléoles se constituent aux télophases plus ou moins avancées et résultent d'une sorte d'exsudation de la matière nucléinienne de l'intérieur de la masse des chromosomes. Leurs dimensions seront d'autant plus fortes qu'ils se formeront aux dépens d'un plus grand nombre de chromosomes. Ils peuvent inclure dans leur masse des tractus plus ou moins grands d'un seul ou d'un ensemble de chromosomes. De tels chromoplastes se trouvent presque toujours à l'endroit où plusieurs chromosomes s'entrecroisent. Le type de ces formations est le chromoplaste du *Batracoseps* [Janssens (3)]. On les retrouve dans certains nucléoles de moindres dimensions apparaissant parfois, à l'état de repos, le long d'un seul chromosome ou d'un petit nombre d'entr'eux et nous pensons que c'est de ces chromoplastes qu'il faut rapprocher les nucléoles décrits dans l'*Allium* par notre collègue V. Grégoire (1906), fig. 8, ainsi que des granules analogues plus ou moins développés qu'on observe *le long des chromosomes* dans les œufs des batraciens et des poissons. — Nous pensons que la matière chromatique des chromoplastes rentre toujours dans les chromosomes au moment de leur épaississement aux prophases.

II. Les **nucléoles vrais** sont indépendants des chromosomes quant à leur origine. S'ils se trouvent parfois en contact avec les chromosomes, ce contact n'est qu'extérieur. La plupart du temps, ils sont nettement séparés de ces derniers et même entourés d'une aréole. Quant à leur constitution chimique, nous en trouvons de deux espèces : 1° Les nucléoles plastiniens ou acidophiles ne renfermant que de la substance plastinienne basique. Ils sont le plus souvent nettement séparés du contenu nucléaire par une membrane spéciale. 2° Les nucléoles mixtes, c'est-à-dire renfermant en même temps de la nucléine acide et de la plastine basique. On y trouve : A) les nucléoles mixtes proprement dits, dont le type est constitué par les nucléoles nucléiniens des œufs de batraciens décrits par Carnoy et Lebrun. Par des moyens chimiques, on peut séparer de ces nucléoles de la nucléine basophile et il reste, après cette opération, de la plastine acidophile sous forme d'un réseau ; B) les nucléoles composés, dont le type est fourni par les nucléoles des œufs de mollusques avec leur « nucléole principal et nucléole accessoire » de Flemming, de réactions chimiques et propriétés de colorabilité contradictoires. — Nous ne savons pas si le nucléole, exclusivement composé de nucléine, existe parmi les nucléoles vrais.

III. Enfin les nucléoles *chromosomo-plastiniens* qui dérivent en partie du protoplasme et en partie des chromosomes. Comme type de ces formations, nous trouvons le « plasmosome » de la cellule nerveuse, tel qu'il est décrit par HAVET. Aussi proposons-nous d'appeler toutes les formations analogues de ce même nom générique. Un nucléole sera un plasmosome, quand il sera en partie formé par des *chromosomes* ou des *parties de chromosomes* et en partie par une formation analogue à celle de notre classe des *nucléoles vrais*. Nous pouvons ranger dans cette dernière catégorie le nucléole des *Spirogyra*, tels que le travail très remarquable de BERGHS (1) nous l'a fait connaître.

Nous espérons que cet essai de classification sera accueilli avec bienveillance. F. A. JANSSENS.

NOTE 2.

Nous venons de recevoir un article de M. le Prof. Friedr. MEVES, publié dans les Arch. f. Zellforschung, où il maintient sa manière de voir. Cette dernière est très catégoriquement annoncée par le titre du travail : « Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen ».

L'auteur ne doute pas, comme il le dit lui-même à plusieurs reprises, de la correction de notre sériation dans le *Batracoseps*, ainsi que de celle de M. et Mme SCHREINER dans le *Tomopteris* et cependant il trouve que nos figures ne sont pas démonstratives. Il accuse M. et Mme SCHREINER de ne pas avoir suffisamment considéré l'étape de repos qui sépare la dernière cinèse goniale de l'apparition des chromosomes dans les spermatocytes. Aussi l'auteur pense-t-il que dans les premières prophases de toute cinèse il est possible de trouver des dualités possédant les mêmes caractères que celles que nous observons dans les noyaux des jeunes spermatocytes. L'auteur reproduit comme argument probant de sa thèse la fig. 6 et une citation d'un travail d'ailleurs très remarquable de son maître W. FLEMMING et datant de 1891.

Il y aurait beaucoup à dire à propos de cette note. Et d'abord toute la question de la permanence des chromosomes entre deux cinèses successives serait à traiter. L'auteur pense que l'imagination seule peut retrouver des traces des chromosomes dans l'étape de repos qui sépare la dernière cinèse goniale et les premiers stades préparatoires des cinèses de

maturation dans la salamandre. Le mot très spirituel d'O. Hertwig cité par l'auteur nous engage certainement à une grande réserve dans ces questions. Mais il ne manque pas d'esprits très prudents qui ne pensent pas « hineinzudemontrieren », quand ils comparent ce qu'ils observent dans des cas moins difficiles et même très clairs avec ce qui se passe dans des cas moins clairs et même obscurs et croient pouvoir expliquer ceux-ci par ceux-là. Serait-il bien scientifique de vouloir interdire les inductions de ce genre? Nous ne nous trouverions donc pas en mauvaise posture, si nous admettions que, même quand le microscope à certains moments d'un stade de repos ne nous révèle pas la présence d'un chromosome, nous concluions cependant à son existence par des arguments tirés de cas où la chose est certaine. Nous échapperions ainsi au reproche très dur de « rêveur » que F. Meves semble vouloir appliquer aux défenseurs de la théorie de la permanence des chromosomes.

Pour ce qui regarde l'objet que nous avons surtout étudié au point de vue qui nous occupe, le *Batracoseps*, il existe entre les télophases de la dernière division goniale et les prophases de l'apparition des filaments fins une étape de repos presque complet (voyez nos fig. 8, 9, 10 du *Batracoseps*). Il persiste cependant presque toujours des tractus plus réfractaires aux modifications qui se produisent pendant l'étape du repos. Par leur orientation, leurs rapports et leur destinée, ces derniers nous permettent de croire que les chromosomes sont toujours là quoique très modifiés. Nous avouons de rechef que cet objet n'est pas favorable à la démonstration de la permanence des chromosomes, mais nous ne croyons pas non plus qu'il constitue un argument pour la thèse opposée. En tous cas l'argument, s'il y en a, n'est que négatif et n'a donc que peu de valeur.

L'explication que Fr. Meves donne de nos figures ne satisfait d'ailleurs en aucune façon. Il cite la phrase suivante de Flemming : « dass die Längsspaltung schon sehr früh auftritt bzw. in den Fäden præformirt ist ». Elle semble indiquer que l'auteur pense que ce que nous avons figuré correspond à des clivages longitudinaux des chromosomes apparaissant aux premières phases de toute division somatique.

1° Il est vrai que, quand les filaments spirématiques sont à peine formés, on peut parfois observer sur une partie de leur longueur une sorte de clivage longitudinal (voir fig. 14, 16, 17, *Batracoseps*). Mais : *a*) de telles figures n'ont rien de commun avec le clivage longitudinal des chromosomes à la métaphase, avant laquelle elles disparaissent d'ailleurs complètement

pendant tout le stade du spirème épais d'une division somatique. *b)* Ces mêmes figures s'observent dans *chacun des deux* filaments leptotènes qui concourent à la formation *d'un seul* filament pachytène dans le spermatocyte (voyez nos fig. 24, 27*b*, 30*b*, 38, *Batracoseps*).

2° Quand des clivages de ce genre apparaissent, les deux filaments qui en résultent restent toujours absolument ou bien sensiblement parallèles. Or, ce caractère manque totalement à nos figures du *Batracoseps* comme à celles de la plupart des auteurs, nombreux d'ailleurs et distingués, qui partagent notre manière de voir (voyez fig. 21, 27, 30 et autres du *Batracoseps*). On voit *très clairement* dans des figures comme 30 p. e., qui ne sont pas rares, que deux filaments grêles *bien différents* et *très distants* concourent par leur juxtaposition à la constitution d'un filament épais. L'éloignement des filaments avant leur soudure est un fait très étonnant, mais absolument certain. De ce que nous ne pouvons pas expliquer par quel mécanisme la soudure se réalise dans de tels cas, il ne s'en suit rien contre son existence indubitable. Il nous a d'ailleurs toujours semblé que c'est surtout dans l'édification des hypothèses pour expliquer le mécanisme de la cinèse que l'imagination des auteurs joue le plus grand rôle.

3° Mais ce qui est surtout remarquable ici, comme nous l'avons dit d'ailleurs dans le présent travail, c'est que dans le stade amphitène (synapsis) on trouve les deux sortes de filaments réunis dans un même noyau, filaments grêles d'un côté (du côté distal par rapport à la sphère) et filaments épais du côté opposé, *ceux-ci ayant exactement le double de l'épaisseur de ceux-là, sans étape intermédiaire.* Dans certains noyaux favorablement orientés du *Batracoseps*, la séparation est si nette qu'en cachant la calotte distale on peut prendre ce noyau pour un pachytène et en cachant la calotte proximale l'image est celle d'un noyau leptotène. Dans la cinèse somatique, on ne voit jamais rien de semblable.

Enfin 4° je me permettrai de trouver que le texte et la figure choisis par Fr. Meves dans le travail de Flemming ne démontrent pas ce que l'auteur en attend. En effet Flemming y dit à propos des « Längsspaltungen » en question : « ich wollte solche hier wegen der Schwierigkeit der Wiedergabe nicht zeichnen, da die dargestellten für das, was ich hier zeigen will, schon völlig genügen. Es ist aber danach gar nicht unmöglich, dass schon in Formen, welche nahe auf Fig. 6 folgen, die Längsspaltung beginnt. »

Donc : *a)* la fig. 6 ne montre pas de ces clivages; *b)* il n'est pas absolument impossible qu'il y en ait après; *c)* Flemming ne veut pas les dessiner;

d) dans aucune des autres figures de son travail de 1891 il n'en représente. Il nous semble difficile de trouver un argument dans tout cela.

Nous devons cependant une petite remarque pour terminer. Malgré tout ce que nous venons de dire et malgré nos observations, nous ne prétendons pas que notre hypothèse soit démontrée et nous en reconnaissons volontiers les points faibles, mais nous la croyons très sérieusement ancrée dans les faits.

C'est principalement la théorie de la permanence des chromosomes qui nous sépare. Cette théorie, énoncée d'abord par E. Van Beneden (1), a été ensuite adoptée et énergiquement défendue par C. Rabl et F. Boveri (1). Ce dernier en constitue actuellement le défenseur le plus convaincu. Il la défend par des observations très judicieusement interprétées (surtout 2) et par des expériences d'embryologie expérimentale sur les œufs d'échinides (surtout 3, 4).

L'objection la plus forte qu'on puisse présenter contre cette théorie est rencontrée par Fr. Meves et surtout par Fick. C'est la structure du noyau durant l'étape du repos.

Nous ferons remarquer tout d'abord qu'il y a des cas où les chromosomes se maintiennent entre deux cinèses. Entre cinèses somatiques un cas intéressant a été signalé par Th. Martins Mano. Entre les deux cinèses de maturation, il en est presque toujours ainsi pour les œufs et souvent dans la spermatogénèse.

Pour ce qui regarde le repos plus complet pendant lequel les chromosomes disparaissent à des degrés différents, un grand nombre de cytologistes modernes ont proposé des explications se rapprochant par beaucoup de points. Citons parmi eux E. Van Beneden (1883), Boveri (1888), Reinke (1894), Nemec (1899), Janssens (1901), Grégoire (1903) et ses élèves, V. Haecker (1904), Strasburger (1905), Montgomery (1906), Bonnevie (1908).

La théorie a reçu une puissante confirmation par l'étude des caractères qui différentient les divers chromosomes d'une même cinèse et par la découverte des hétérochromosomes [voyez la Revue d'Haecker (2)]. Enfin presque tous les auteurs qui se sont occupés dans ces derniers temps de cinèses de maturation présupposent la théorie de la permanence chromosomiale.

Le genre de persistance dont il s'agit ici est, à notre avis, indiqué d'une façon simple et frappante par cette phrase que nous aimons à trans-

crire d'un travail récent de Thos. H. Montgomery, Jr. (2) : « Chromosomes are in the same sense persisting entities as cells themselves are ». Nous sommes, comme on le voit, en bonne compagnie et, quoique nous admettions volontiers qu'on puisse élever de sérieuses objections contre cette théorie, nous ne pensons pas qu'elle sombre jamais totalement. F. A. Janssens.

NOTE 3.

Si l'on admet que chacun des deux éléments d'une dyade hétérotypique représente un des chromosomes somatiques (plus ou moins modifié), ce qui est probable, on peut dire que les chromosomes en anneau sont formés par deux chromosomes en demi-cercle dont les extrémités sont associées « end to end ». On en arrive ainsi pour ce stade à une expression identique à celle de Montgomery, quoique d'après nous sa génèse soit tout à fait différente de celle admise par le savant américain.

Mademoiselle K. Foot et E. C. Strobell (page 221), se rapportant à leur planche II si remarquablement photographiée, disent à propos de ces figures en anneaux « qu'elles sont des exemples de la simple séparation transversale de deux baguettes attachées end to end ».

Cette proposition se rapproche beaucoup, comme on le voit, de celle de Montgomery. Il y a là, nous le voulons bien, *à ce moment*, une section transversale, qui sépare deux chromosomes entiers : aussi admettons-nous avec ces auteurs que c'est la première des deux cinèses de maturation qui est réductionnelle. Mais nous nous séparons nettement de Foot et Strobell pour l'interprétation du clivage longitudinal qu'on observe dans chacune des moitiés des anneaux primitifs aux ascensions polaires de l'hétérotypie. Les deux auteurs américains croient pouvoir affirmer que dans l'*Allolobophora fœtida* ce clivage est le même que celui qu'ils observent et figurent dans le stade spirème. Sans vouloir rien préjuger de ce qui se passe dans ce dernier animal, nous pouvons affirmer avec toute certitude que le clivage qui apparaît dans l'*Alytes*, depuis les premiers stades du *Strepsinema*, donne naissance par évolution successive aux figures en anneaux qui sont ici en question, et que par conséquent la séparation de ces anneaux en deux moitiés est la dernière étape de ce clivage. Dans l'*Alytes* donc, comme dans tous les batraciens que nous avons eus sous les yeux, le clivage longitudinal des anaphases hétérotypiques n'a rien à voir avec le clivage qui apparaît dans les anses pachytènes. F. A. Janssens.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1894 *Belajeff* : Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen; Flora, Ergänzungsband.

1904 *Berghs, J.* (1) : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale, II; La Cellule, t. XXI, fasc. 2.

1906 » (2) : Le noyau et la genèse chez le *Spirogyra*; La Cellule, t. XXIII, fasc. 1.

1906 *Bonnevie, Kr.* (1) : Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos Ostergreni; Ienaische Zeitschrift, Bd. 41.

1908 » (2) : Chromosomenstudien; Archiv für Zellforschung, Bd. I, H. 2/3.

1888 *Boveri, Th.* (1) : Zellenstudien, II; Ienaische Zeitschr.

1904 » (2) : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns; Iena.

1905 » (3) : Zellenstudien, V. Kerngrösse, etc.; Iena.

1907 » (4) : Zellenstudien, VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier; Ienaische Zeitschr. f. Naturwiss., B. 42, H. 3.

1897-1899 *Carnoy, J B., et Lebrun* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens; La Cellule, t. 12, t. 14 et t. 17.

1901 *de Sinéty, R.* : Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes; La Cellule, t. XIX, fasc. 1.

1907 *Fick, R.* : Ueber die Vererbungsubstanz; Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., H. 3 u. 4, S. 101-119.

1905 *Foot, Kath., and Strobell, E C.* : Prophases and metaphases of the first maturation Spindle of Allolobophora fœtida; Amer. Journal of Anat., IV, n° 2, pages 199-243.

1899 *Grégoire, V.* (1) : Les cinèses polliniques chez les liliacées; La Cellule, tome XVI, fasc. 2.

1905 » (2) : Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. (Premier mémoire); La Cellule, tome XXII, fasc. 2.

1906 *Grégoire, V.* (3) : La structure de l'élément chromosomique au repos etc. Racines d'*Allium;* La Cellule, tome XXIII, fasc. 2.

1907 » (4) : La formation des gémini hétérotypiques etc.; La Cellule, tome XXIV, fasc. 2.

1906 *Havet* : L'origine des nucléoles vrais ou plasmosomes des cellules nerveuses; Anat. Anz., XXIX.

1904 *Haecker, V.* (1) : Bastardierung u. Geschlechtszellenbildung; Zool. Jahrbücher.

1907 » (2) : Die Chromosomen als angenomene Vererbungsträger; Ergebnis. u. Fortschrit. d. Zool., Bd. I.

1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les *Tritons*; La Cellule; t. XIX, fasc. 1.

1903 *Janssens, F. A , et Dumez, R.* : L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batracoseps attenuatus* et *Pletodon cinereus;* La Cellule, t. XX, fasc. 2.

1905 *Janssens, F. A.* : Évolution des auxocytes mâles du *Batracoseps attenuatus;* La Cellule, tome XXII, fasc. 2.

1907 *Helen Dean King* : The spermatogenesis of *Bufo lentiginosus;* The Amer. Journ. of Anatomy, vol. VII, n° 3.

1899 *Mc. Clung* : A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of insects; Zool Bull., vol. II.

1904 *Martins Mano, Th.* : Nucléoles et chromosomes, etc.; La Cellule, t. 22.

1906 *Maréchal, J* : Sur l'ovogénèse des sélaciens et de quelques autres chordates; La Cellule, t. XXIV, fasc. 1.

1907 *Meves, Fr.* (1) : Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene; A. f. m. A., Bd. 70.

1908 » (2) : Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen; Archiv für Zellforschung, 1. Band, 4. Heft.

1901 *Montgomery* (1) : A study of the germ cells of metazoa; Trans. am. Phil. Soc., XX.

1906 » (2) : Chromosomes in the spermatogenesis of the hemiptera; Transact. Amer. Phil. Soc., vol. 21.

1908 » (3) : On morphological difference of the chromosomes etc.; Arch. f. Zellforsch., Bd. II, 2. Heft.

1899 *Nemec* : Ueber die karyokinetische Kerntheilung u. s. w.; Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33.

1885 *Rabl, C.* (1) : Ueber Zelltheilung; Morph. Jahrb., Bd. 10.

1889 » (2) : Ueber Zelltheilung; Anat. Anz., Bd. 4.

1894 *Reinke* : Zellstudien; A. f. m. Anat., Bd. 44.

1905 *Schreiner, A. und K.* (1) : Neue Studien über die Chromatinreifung von *Tomopteris;* Arch. de Biologie, t. XXII.

1905 » (2) : Neue Studien u. s. w. *Salamandra maculosa*, *Spinax niger*, *Myxine glutinosa;* Arch. de Biologie, t. XXII.

1908 *Schreiner, A. und K.* (3) : Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? u. s. w.; Videnskabs-Selskabets Skrifter, I. Math-Naturv. Klasse, n° 4.

1908 » (4) : Neue Studien ü. die Chromosomenreifung u. s. w. *Zoogonus mirus;* Videnskabs-Selskabets Skrifter, n° 8.

1905 *Strasburger* (1) : Die stoffliche Grundlage der Vererbung u. s. w., Iena.

1908 » (2) : Chromosomenzahlen, Plasmastructure, Vererbungsträger und Reduktionsteilung; Jahrb. f. wiss. Bot.

1900 *Sutton, W. S.* (1) : The spermatogonial divisions in *Brachystola magna ;* Bull. of Univers. of Kansas, vol. IX, n° 2.

1902 (2) : On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna;* Biolog. Bull., Bd. IV.

1908 *Trinci, G.* : L'evolutione storica del problema della reduzione etc.; Arch. ital. di Anat. e di Embriol., vol. XII, fasc. 1.

1883 *E. Van Beneden* (1) : Recherches sur la maturation de l'œuf; Arch. de Biol., T. 4.

1887 *Van Beneden, E., et Neyt* (2) : Nouvelles recherches sur la fécondation etc.; Bull. Acad. R. des Sciences, Belgique, IIIme série, t. XIV.

1905 *Van Mollé, J.* : Les spermatocytes dans l'écureuil; La Cellule, t. XXIII, fasc. 1.

1907 *Vejdovsky* : Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung; Köngl. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften in Prag.

1905 *Wilson* (1) : Studies of chromosomes; The journal of exper. zool., vol. II, n° 3.

1905 » (2) : » » The journal of exper. zool., vol. II, n° 4.

1906 » (3) : » « The journal of exper. zool., vol. III, n° 1.

EXPLICATION DE LA PLANCHE DE PHOTOGRAMMES.

PHOT. **1**. Cellule-mère primitive.

PHOT. **2**. Cellules-mères secondaires au repos.

PHOT. **3**. Cinèse spermatogoniale. En haut, une couronne équatoriale vue de côté.

PHOT. **4**. Deux couronnes équatoriales vues de face.

PHOT. **5**. Dernières spermatogonies.

PHOT. **6** et **7**. Stade leptotène.

PHOT. **8** à **14**. Stade amphitène.

PHOT **15**. Stade pachytène.

PHOT **16**. Commencement du *Strepsinema*.

PHOT. **17**. A gauche, *Strepsinema*; à droite, dyades presque mûres.

PHOT. **18**, **19** et **20**. Dyades hétérotypiques.

Echelle : La figure suivante indique le grossissement. C'est une photographie de quatre traits d'un micromètre objectif de Zeiss. La distance entre ces traits est égale à dix μ.

PHOT. **21**. Hétérotypie vue de côté.

PHOT. **22**. Idem vue de face.

PHOT. **23**. Tassement polaire hétérotypique et commencement de l'intercinèse.

PHOT. **24**. Spermatocytes II ou intercinèse.

PHOT. **25**. Une couronne homéotypique vue de face.

PHOT. **26**. A gauche, tassement homéotypique; à droite, spermatides.

B. Un noyau de *Batracoseps* avec des fragments de noyaux voisins, servant d'échelle de grandeur.

EXPLICATION DES PLANCHES DE FIGURES.

Fixation à la solution de Bouin *et coloration à l'hématoxyline au fer Dessins à la hauteur de la table de travail à l'aide de la chambre claire* Abbé.

Optique de Zeiss, Koristka *et* Winkel. *S'il n'y a aucune autre indication : Système à la fluorite* 1,4 *mm. O N.* 1,32 *et oculaire* 5 *de* Winkel. 2250/1.

PLANCHE I.

FIG. **1.** Une même métaphase d'une cellule-mère spermatogoniale sur deux coupes A et B se suivant.

FIG. **2.** Cellule-mère secondaire au repos.

FIG **3.** Premier stade d'évolution des auxocytes. Bouquet leptotène.

FIG. **4.** Partie d'un noyau amphitène.

FIG. **5.** Noyau amphitène à un stade plus avancé.

FIG. **6** Spermatocyte au stade du bouquet pachytène.

FIG. **7** et **8.** Calottes de noyaux au stade diplotène prises dans le même nid.

FIG. **9.** Calotte de noyau en stade diplotène plus avancé.

FIG. **10.** (Zeiss, 2 mm. O. N. 1,30, ocul. 18 2900/1.) Strepsinema.

FIG. **11** (Zeiss, 2 mm. O. N. 1,40, ocul. 12 2060/1.) Idem.

FIG. **12.** (Dessin original, Winkel, 1,4 mm. O. N 132, ocul. 6 3000/1 réduit de 1/3.) Toutes les dyades d'un noyau. Les lignes en pointillé indiquent les positions exactes des diverses dyades dans la cavité nucléaire.

FIG. **13.** (Zeiss 2 mm O. N. 1,30, ocul. 18 2900/1) Deux cellules du même nid avec dyades presque mûres avant la disparition de la membrane nucléaire.

FIG. **14.** (Winkel, 1,4 mm. O. N. 1,32, ocul. 3 1300/1.) Plusieurs mises au fuseau hétérotypique montrant nettement l'orientation des dyades pendant ce stade. A gauche synapsis secondaire.

FIG. **15.** (Comme **14.**) Métaphase hétérotypique vue de côté.

FIG. **16** Métaphase hétérotypique vue de face.

FIG. **17**. (Zeiss, 2 mm. O. N. 1,30, ocul 18 2900/1.) Anaphase hétérotypique dans un animal à petits chromosômes.

FIG. **18**, **19** et **20**. Anaphases hétérotypiques.

FIG. **21**. Couronne polaire tassée hétérotypique montrant les chromosomes en **V** doubles.

PLANCHE II.

FIG. **22**. Télophase montrant l'écartement des bouts chromosomiaux.

FIG. **23**. Télophase plus avancée. Formation de la plaque équatoriale.

FIG. **24**. Télophase très avancée. (Deux petites taches à gauche et en bas de la figure font songer à un diplocentre. Elles n'existent pas sur le dessin original.)

FIG. **25**. Intercinèse montrant les mouvements relatifs des deux noyaux.

FIG. **26** et **27**. Intercinèse de plus en plus avancée.

FIG. **28**. Prophase homéotypique.

FIG. **29**. (Winkel, 1,4 mm. O. N. 1,32, ocul. 3 1300/1.) Noyau en intercinèse vu du côté distal par rapport au pôle.

FIG. **30**. Mise au fuseau des chromosomes homéotypiques.

FIG. **31** et **32**. Métaphases homéotypiques provenant de deux individus différents.

FIG. **33**. Anaphase homéotypique.

FIG **34** et **35**. Couronnes polaires tassées homéotypiques.

FIG. **36**. (Winkel, 1,4 mm O. N. 1,32, ocul. 2 1000/1.) Spermatide.

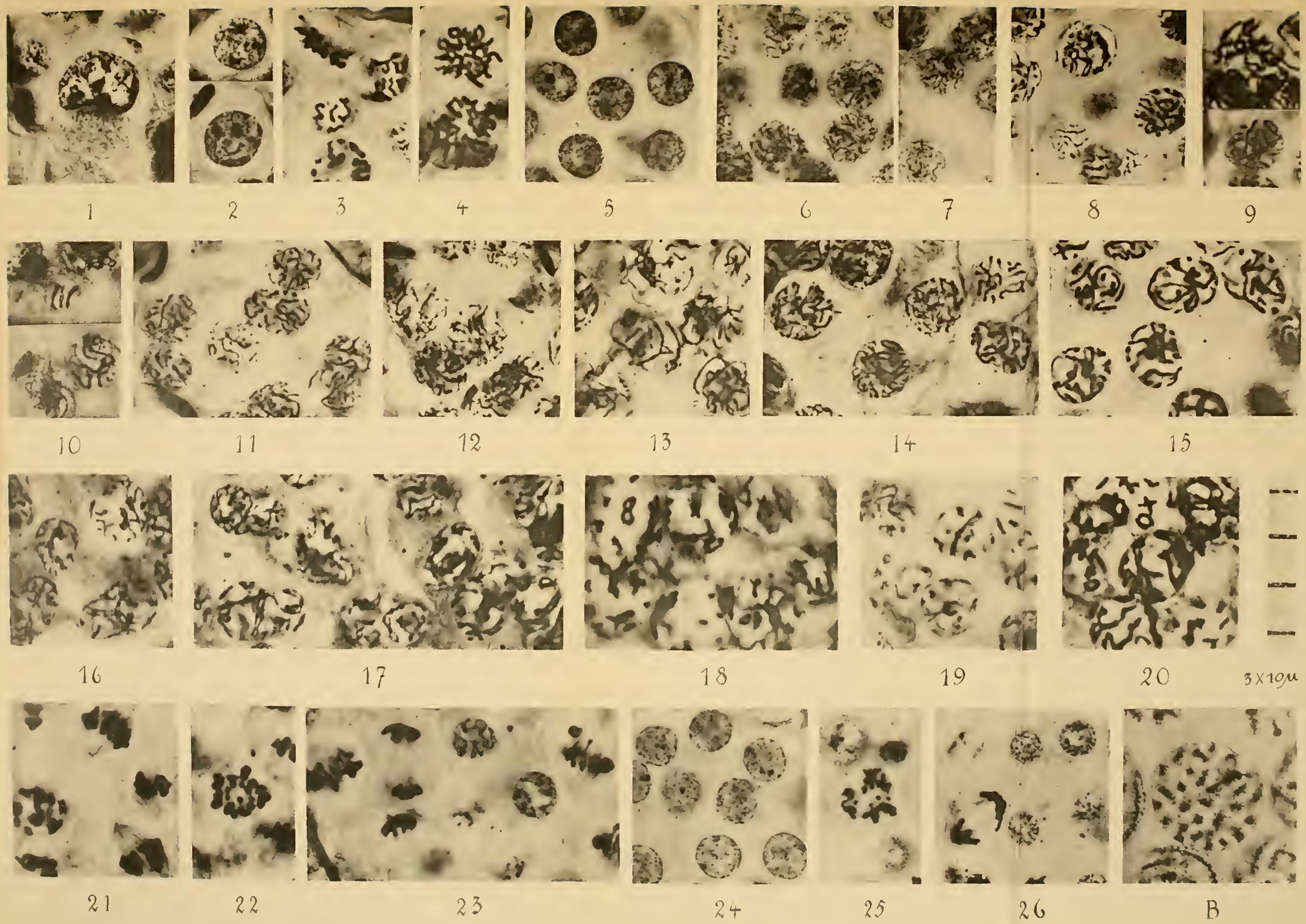
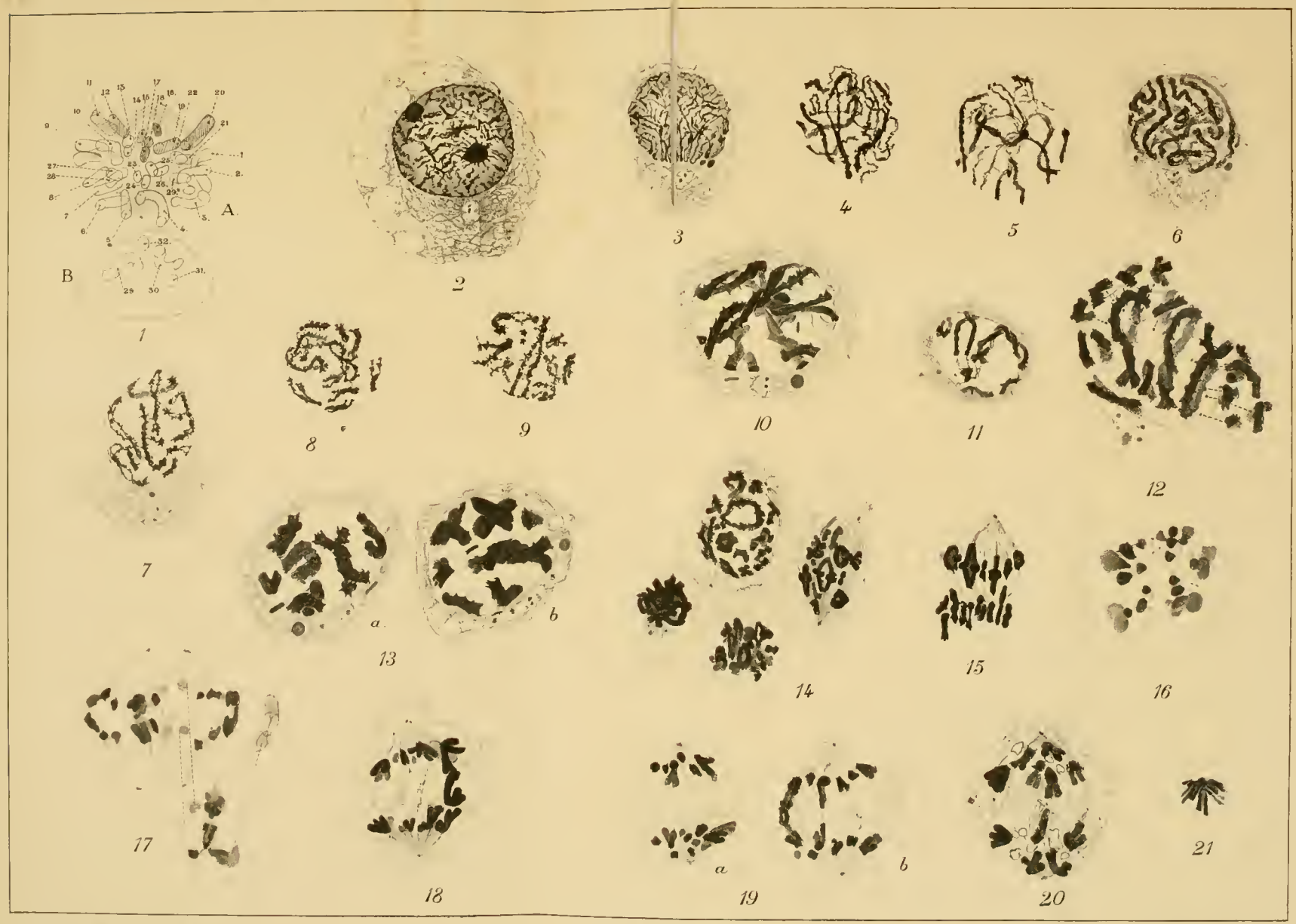

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
3x10μ
21
22
23
24
25
26
B

Planche I.



F. K. Janssens, ad nat del. Imp L. Mousset, Bruxelles. J. Singelée, lith

Planche II

F.A. Janssens, ad nat del. Imp. L. Nousset, Brux. J. Singelée, lith.

Caryocinèse, Centrosome et Kinoplasme

DANS LE

Stypocaulon Scoparium

PAR

E. ESCOYEZ,
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES.

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(*Déposé le* 20 *décembre* 1908.)

CARYOCINÈSE, CENTROSOME ET KINOPLASME

DANS LE

STYPOCAULON SCOPARIUM.

INTRODUCTION.

Depuis les recherches de STRASBURGER (I) et de SWINGLE (II), on considère le *Stypocaulon* comme offrant un cas typique de centrosome dans les Thallophytes, et nous voulons désigner par ce mot de centrosome un corpuscule *sui generis* se divisant en deux pour fournir les centres d'irradiation aux fibres fusoriales. D'autre part, SWINGLE a décrit aussi dans cet objet un kinoplasme nettement distinct d'un trophoplasme.

C'est dans le but d'étudier spécialement ces deux points que le *Stypocaulon* nous a été confié par M. le Professeur GRÉGOIRE, à qui nous exprimons ici notre profonde reconnaissance pour les bons conseils qu'il n'a cessé de nous prodiguer pendant le cours de ce travail.

Méthodes.

Notre matériel nous a été envoyé du laboratoire de Naples, où il avait été fixé par les soins du Dr LO BIANCO, que nous tenons à remercier ici.

Ce sont les solutions de BOUIN et de FLEMMING qui ont été employées pour la fixation. Toutes deux ont donné de bons résultats, toutefois le matériel fixé par le FLEMMING faible était beaucoup mieux conservé et permettait une meilleure différentiation.

Enrobage. L'enrobage est certainement le point le plus difficile et le plus délicat de la préparation du matériel.

Nous servant d'un petit microscope à dissection donnant un grossissement de cinq diamètres, nous isolions avec le scalpel toutes les extrémités des filaments, en les coupant à quelque distance de la cellule terminale. Nous n'enrobions donc ainsi que des cellules en voie d'accroissement ou en voie de division.

Pour enrober ces fragments, il est clair que nous ne pouvions les transporter séparément avec des pinces dans les différents liquides. Ce travail eût été beaucoup trop long et eût endommagé beaucoup de matériel. A l'aide d'une pipette, nous transportions les extrémités sectionnées dans un petit dialyseur à membrane semi-perméable. Lorsque la récolte était suffisante pour un enrobage, nous concentrions insensiblement les alcools, puis nous y mélangions du chloroforme. Nous ajoutions ensuite au chloroforme pur, dans l'étuve à 40°, des blocs de paraffine de volume connu, que nous laissions fondre et se mélanger intimement au chloroforme. Nous arrivions de cette façon, petit à petit, à la paraffine pure dans l'étuve à 52°.

Grâce au dialyseur, le mélange des différents liquides se faisait de façon si lente que nous évitions toute contraction.

Toutefois, arrivé à la paraffine pure, une nouvelle difficulté surgissait : il s'agissait d'inclure les cellules de *Stypocaulon* de façon à pouvoir les couper longitudinalement. C'est en effet dans ce sens que se font les divisions.

Au début, nous faisions, ainsi que Swingle le conseille, passer la paraffine du dialyseur, avec tous les fragments d'algue qui s'y trouvaient, dans un petit bac de papier placé sur une lamelle de fer chauffée à une température suffisante pour maintenir la paraffine liquide. Alors, avec une aiguille montée, nous orientions les fragments parallèlement les uns aux autres et nous refroidissions ensuite brusquement le tout.

Ce travail était très long et très délicat. Au moindre refroidissement, la paraffine se solidifiait, il fallait alors reporter le tout à l'étuve et recommencer les opérations. Il se produisait souvent des altérations dans les structures cellulaires par suite d'un trop long séjour dans la paraffine fondue.

Nous avons employé alors une nouvelle méthode. Nous avons pris un dialyseur plus grand, dans lequel nous introduisions un très grand nombre (plusieurs centaines) de sommets de filaments. Nous changions alors les liquides comme plus haut, mais, une fois nos objets placés dans la paraffine dure à l'étuve de 52°, nous laissions déposer le tout jusqu'à ce que tous les fragments fussent descendus au fond du dialyseur, où la plupart d'entre eux

se plaçaient horizontalement. Nous refroidissions alors brusquement le dialyseur par immersion dans l'eau froide et nous en extrayions le bloc de paraffine.

Coloration. Les coupes de 7 $^1/_2$ μ d'épaisseur en moyenne ont été colorées de préférence par l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN avec ou sans rouge Congo. Nous avons également combiné la laque noire de HEIDENHAIN avec un peu de violet de gentiane et obtenu ainsi une bonne différentiation des filaments astériens.

Nous nous sommes également servi de la triple coloration de FLEMMING.

Le plus grand obstacle technique que nous ayons rencontré et que nous n'avons malheureusement pas pu éviter, c'est l'enduit de diatomées qui recouvrait toute la surface de nos filaments de *Stypocaulon*. Beaucoup de cellules étaient pour ce motif fort maltraitées, le rasoir poussant les carapaces siliceuses à travers toute la cellule et la détruisant parfois entièrement.

Tout ce que nous avons pu faire, c'est de brosser avec un pinceau fin tous les filaments de l'algue avant de les sectionner; toutefois, nous ne pouvions enlever de cette façon une grande quantité de diatomées en contact intime avec le *Stypocaulon* et comme incrustées dans sa membrane.

Ce n'est donc qu'après avoir fait de très nombreuses coupes que nous avons pu obtenir une sériation bien complète des différents stades et retrouver dans notre matériel les figures dessinées par SWINGLE.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1. *Cellule au repos.*

Les noyaux sont de grandeur fort variable d'après les dimensions des cellules elles-mêmes qui les contiennent. Ceux des cellules terminales sont énormes par rapport à ceux des cellules qui ont achevé leurs divisions.

Dans le noyau des cellules terminales, FIG. **1**, **2**, **4**, **6**, **8**, **10**, **11**, **12** et **13**, on est frappé de voir, au milieu, un nucléole fort grand. Dans les cellules entièrement au repos, ce nucléole est toujours unique.

De structure le plus souvent homogène, il peut cependant, même durant le repos, être creusé de vacuoles. Il est très avide des colorants chro-

matiques, se teint en noir foncé par l'hématoxyline de HEIDENHAIN et en rouge vif par la triple coloration de FLEMMING.

Le réseau nucléaire est au contraire fort peu colorable, l'hématoxyline ferrique ne lui donne qu'une teinte gris noirâtre peu différente de celle du protoplasme, FIG. **1**, **4**, **6**, **10**, **13** et **14**. Ce réseau frappe aussi par son irrégularité.

La membrane nucléaire est très nette.

A l'un des pôles du noyau se trouve une accumulation assez abondante de protoplasme filamenteux, FIG. **1**, **2**, **4**, **5**, **6**, **7**, **8** et **9**. Plusieurs dispositions se présentent dans ce cytoplasme au point de vue de son orientation. Dans certains cas, une partie, parfois même toute une moitié de la surface nucléaire, est recouverte d'un feutrage de filaments s'entrecroisant sans aucun ordre, FIG. **1** et **2**. D'autres fois, les filaments sont orientés en majeure partie parallèlement les uns aux autres et se terminent perpendiculairement à une portion plus ou moins grande de la surface du noyau, FIG. **4**. Enfin, dans de nombreux cas, ce protoplasme est irradié autour d'une plage située tout contre la membrane nucléaire, FIG. **5**, **6**, **7**, **8** et **9**.

Nous avons pu nous assurer, en manœuvrant la vis micrométrique, que les deux premières dispositions sont très réelles et qu'elles ne correspondent pas à une vue oblique de la troisième. Au sujet des FIG. **8** et **9**, il faut faire remarquer dès maintenant qu'elles ne représentent, malgré les premières apparences, qu'un aster unique, ainsi que nous le verrons plus tard.

En dehors de cet amas polaire, le protoplasme est, le plus souvent, creusé de grandes vacuoles. Cette structure est évidemment *secondaire* : elle ne représente certainement pas une organisation primitive correspondant à la structure alvéolaire décrite par BÜTSCHLI (III). Elle résulte du dépôt, dans le cytoplasme, d'enclaves liquides : elle est plutôt *vacuolaire* qu'*alvéolaire*. La vraie organisation du cytoplasme doit se rechercher à l'intérieur même des lamelles limitant ces vacuoles. On voit les filaments se poursuivre à travers ces lamelles dans toute l'étendue de la cellule, FIG. **2**, **4** et **5** entre autres.

Pour abréger, nous emploierons les termes de « mitoplasme » et d'« alvéoplasme » (1) pour désigner les deux régions du cytoplasme, mais sans

(1) Nous reprenons dans un sens *purement descriptif* deux noms proposés par STRASBURGER : « Filarplasma » et « Alveoplasma ».

vouloir indiquer par là que ces deux cytoplasmes sont de nature essentiellement différente.

Si on n'examine que la portion de mitoplasme qui est située tout contre les noyaux, il est difficile de trancher le point de savoir si les filaments sont rattachés en un réseau. Mais en analysant les parties périphériques de cette zone, là où le mitoplasme passe graduellement dans l'alvéoplasme, il apparaît souvent assez clairement que la structure est réticulaire.

Dans le mitoplasme, qu'il soit orienté ou non, on distingue toujours des *microsomes* vivement colorables par l'hématoxyline ferrique, FIG. **2**, **3**, **4**, **5**, **6** et **7**. Ces microsomes, que SWINGLE ne signale pas dans son mémoire, sont en nombre variable d'après les cellules; parfois ils sont très abondants. Leurs formes et leurs dimensions sont assez constantes et les distinguent nettement de toutes autres inclusions dans le cytoplasme. Assez rarement sphériques, ils ressemblent le plus souvent à de petits bâtonnets allongés, parfois plus ou moins étranglés, FIG. **2**.

Lorsque les filaments rayonnent autour d'une plage centrale et sont disposés en une figure que nous pouvons dès maintenant appeler un *aster*, on trouve souvent, au centre de cette figure, un ou plusieurs corpuscules vivement colorés en noir ressemblant tout à fait à ceux que SWINGLE a décrits sous le nom de centrosome, FIG. **5**, **6**, **7**, **8** et **9**. Nous les appellerons, dans un sens purement descriptif, du nom de « corpuscules centraux ».

Il faut remarquer en premier lieu qu'il existe des asters sans « corpuscule central ». Il importe en second lieu d'analyser de très près le nombre et la disposition de ces corpuscules. La forme sphérique est assez rare, ces « corpuscules centraux » sont le plus souvent allongés et ressemblent alors à de petits bâtonnets courts. Ils peuvent rester cylindriques ou bien s'étrangler en leur milieu.

Parfois il n'existe qu'un seul de ces corpuscules au centre de l'aster, mais, le plus souvent, on en trouve plus d'un, FIG. **5**, **6**, **7**, **8** et **9**. On rencontre, par exemple, deux bâtonnets qui peuvent être placés diversement l'un par rapport à l'autre, FIG. **5** et **7**. On trouve parfois un amoncellement de granules accompagné d'un ou de plusieurs corpuscules isolés, FIG. **6**. Dans la FIG. **9**, deux corpuscules sont placés vers le centre de l'aster, un autre, un peu à l'écart. Dans la FIG. **8**, il y a deux corpuscules aux environs de la plage de centration et un granule excentrique.

Il importe de noter en troisième lieu que ces corpuscules sont *tout à*

fait semblables aux microsomes que nous avons décrits plus haut et qu'on trouve en grande abondance dans le cytoplasme filamenteux.

Même dans les cellules où le mitoplasme est nettement orienté en un aster qui porte un ou plusieurs « corpuscules centraux », on trouve, dans le reste de l'aster, des cytomicrosomes qui leur sont absolument semblables, FIG. 5.

Notons enfin que la situation centrale de ces corpuscules ne peut parfois se constater que d'une façon assez vague : ils sont situés dans la plage vers laquelle convergent les rayons cytoplasmiques, mais, assez souvent, il est extrêmement malaisé de suivre les connexions entre ces granules centraux et les filaments, FIG. 5, 6, 7 et 8.

Dans toutes les cellules terminales et dans les cellules sousjacentes, on trouve, éparpillés un peu partout dans l'alvéoplasme et surtout à la périphérie de la cellule où ils forment une couche épaisse, des granules d'assez notable volume se colorant en noir par l'hématoxyline et que STRASBURGER a décrits comme étant des gouttelettes de substance graisseuse, FIG. 19. Le liquide fixateur de BOUIN doit en dissoudre un grand nombre, car le matériel fixé par ce réactif en était presque totalement dépourvu.

2. *Phénomènes cinétiques. Description.*

On reconnait définitivement que la cellule est entrée en cinèse lorsque l'on observe *deux asters* logés contre la membrane nucléaire. Le plus notable rapprochement que nous ayons constaté entre deux asters assez distincts est celui de la FIG. 10.

Comment se forment ces deux asters? D'abord prennent-ils naissance par la « division » de l'aster unique que nous avons observé au stade précédent? C'est l'avis de SWINGLE. D'après lui, l'aster primitif se partagerait en deux conséquemment à la bipartition d'un unique corpuscule central; les deux asters filles voyageraient le long de la membrane nucléaire jusqu'à arriver en deux points qui marquent les pôles du futur fuseau.

Nous pensons que telle n'est pas l'origine des deux asters.

D'abord, rien ne justifie cette hypothèse. Ainsi nous verrons bientôt que le fuseau définitif ne couvre pas toujours toute la longueur du noyau; il peut n'en couvrir qu'une portion plus ou moins restreinte, parfois même fort restreinte, FIG. 21. Or, d'autre part, la FIG. 10 représente, ainsi que nous l'avons dit, le plus petit écartement que nous ayons constaté entre

les deux asters débutants. On voit que cet écartement est assez considérable pour correspondre à la longueur du fuseau définitif dans le cas de la FIG. **21** et, par conséquent, rien ne prouve que ces deux asters voisins vont ensuite s'écarter l'un de l'autre.

Il est bien vrai que dans les FIG. **8** et **9** nous trouvons apparemment deux asters très proches l'un de l'autre. Seulement, à une analyse plus délicate, on reconnait qu'il n'y a pas réellement là deux asters. En réalité, il n'y a qu'une orientation unique des filaments. Ce qui donne l'illusion de deux asters, c'est la présence de deux granules ou de deux groupes de granules un peu écartés l'un de l'autre.

D'ailleurs, les observations de SWINGLE n'apportent pas de preuve décisive de ce rapprochement étroit des deux asters au début de leur apparition. Dans son texte, l'auteur reconnait que l'on trouve rarement deux asters l'un près de l'autre et il en conclut que leur voyage doit s'effectuer très rapidement. Dans ses figures, il ne dessine que deux cas d'asters peu éloignés l'un de l'autre et qui auraient été fixés au moment de leur migration. Or, il faut le remarquer, l'éloignement des deux asters, dans les fig. 13 et 14 de SWINGLE, est assez considérable pour correspondre à l'axe du fuseau dans les cas analogues à celui de notre FIG. **21**. Seulement, SWINGLE ne semble pas avoir observé de fuseau analogue à celui de cette dernière figure.

Quant à la fig. 16 de SWINGLE, dans laquelle, d'après l'auteur, toutes les irradiations auraient été détruites, rien ne prouve que les deux granules dessinés aient bien été les centres d'irradiation de deux asters-filles. Dans notre matériel, nous avons en effet trouvé très souvent de tels granules collés contre la membrane nucléaire, en nombre souvent supérieur à deux et sans aucun rapport avec les filaments mitoplasmiques, FIG. **2** et **4**.

D'ailleurs, même en admettant que les deux granules de la fig. 16 de SWINGLE aient bien été des « corpuscules centraux », ils sont toutefois encore presque aussi écartés l'un de l'autre que les deux pôles du fuseau de notre FIG. **21**. Il n'y aurait donc là encore aucune preuve que les deux asters sont formés par division d'un aster primitif.

Nous ne trouvons donc aucun fait qui justifie l'hypothèse d'une division d'un aster unique en deux asters-filles.

Mais il y a plus, nous observons des aspects qui semblent contredire cette hypothèse. Nous insistons d'abord sur un fait admis par SWINGLE lui-même, nous voulons dire l'inégal développement des deux asters au début, FIG.

11, **12**, **13**, **14** et **15**. La différence parfois est considérable. Or, il semble clair qu'une telle inégalité serait inexplicable dans l'hypothèse d'une bipartition d'un aster unique (1).

Nous insistons ensuite sur le fait que, alors qu'un aster est déjà manifestement orienté, l'autre, parfois, non seulement est encore peu développé, mais même ne montre qu'une ébauche d'orientation, FIG. **11** et **12**.

Comment alors prendrait naissance le second aster? De deux façons, suivant les cas, pensons-nous. Lorsque les filaments mitoplasmiques primitifs couvrent une grande partie de la membrane nucléaire, les deux asters peuvent se former en deux points différents de ce protoplasme filamenteux, FIG. **10**. Les filaments les plus rapprochés des deux points qui marquent les pôles du futur fuseau s'orienteraient respectivement vers chacun de ces points et formeraient ainsi deux asters occupant, dès le début ou à peu près, la position qu'ils garderont plus tard.

Mais il arrive certainement souvent que le second aster apparaît *de novo* en un point assez distant du premier aster et tout à fait indépendamment de la masse primitive de mitoplasme. Nous trouvons en effet, ainsi que nous l'avons déjà dit, des figures montrant, à l'un des pôles du noyau, un aster bien fourni et nettement centré, tandis que l'autre pôle ne possède encore qu'un feutrage de filaments s'entrecroisant irrégulièrement et en quantité beaucoup plus restreinte.

Est-ce à dire qu'il ne puisse y avoir aucun mouvement de transport des ébauches astériennes? Non, peut-être y a-t-il parfois un léger déplacement des asters, mais il ne nous est pas prouvé que ce déplacement soit jamais bien considérable.

Il reste un dernier point à trancher concernant l'origine des asters. Nous avons distingué plus haut divers cas dans la disposition primitive des filaments du mitoplasme, allant depuis une disposition très irrégulière jusqu'à une ordonnation astérienne bien marquée. Ces diverses dispositions représentent-elles différents stades successifs de l'évolution d'un même aster ou bien faut-il considérer que l'arrangement du mitoplasme en aster est hérité dans certaines cellules de la cinèse précédente. Nous ne pourrions le dire.

(1) FARMER et WILLIAMS (IV) font ressortir une semblable inégalité entre les deux asters dans le *Fucus* et ils en déduisent eux aussi l'origine indépendante des deux formations astériennes.

Revenons à l'étude des asters en eux-mêmes. Nous avons vu plus haut la structure de l'aster primitif et ses rapports avec le cytoplasme alvéolaire. Les deux asters du début de la prophase présentent la même disposition. Il est souvent possible en effet de suivre les filaments qui les composent bien loin à travers les lamelles de l'alvéoplasme, FIG. 13. On y trouve des microsomes en aussi grand nombre et présentant la même structure que dans l'aster unique du début, FIG. 13, 14 et 16.

En ce qui concerne les « corpuscules centraux », voici ce que nous observons au moment de la prophase. Souvent les deux asters possèdent leurs « corpuscules centraux ». Parfois cependant l'un des deux en est dépourvu, FIG. 12. Les corpuscules se montrent sous différents aspects, sphériques, en forme de bâtonnets ou en forme de V, FIG. 15. On en trouve souvent plus d'un au même pôle, FIG. 10, 11, 13 et 15. Dans la FIG. 13, chaque pôle en possède deux en forme de bâtonnets et superposés parallèlement l'un à l'autre. Un pôle de la FIG. 10 en renferme trois. La FIG. 15 montre à un pôle un corpuscule bâtonnoïde accompagné d'un granule et à l'autre pôle une haltère à extrémités inégales.

Nous n'avons pas suivi tous les stades de la formation du fuseau. Le fuseau achevé paraît se trouver enfermé dans la cavité nucléaire sauf aux deux pôles où nous voyons encore subsister les asters rayonnant dans le protoplasme environnant, FIG. 20 et 21. Le fuseau peut se développer suivant le grand axe du noyau et s'étendre alors d'un pôle à l'autre, FIG. 20, mais il est souvent beaucoup plus court et, dans ce cas, il s'oriente suivant une corde plus ou moins grande de la circonférence du noyau, FIG. 21.

Au début, les filaments fusoriaux envahissent presque toute la vacuole nucléaire, FIG. 19, mais ils se rabattent ensuite de plus en plus vers le centre, de sorte que, quand le fuseau est achevé, tous les filaments convergent vers les chromosomes qui se sont formés dans l'entretemps. Dans les cellules apicales, la plaque équatoriale est loin d'occuper tout le diamètre du noyau, il reste au contraire toujours une zone assez grande séparant le fuseau de la membrane nucléaire, zone remplie de réseau nucléaire, FIG. 20 et 21.

Dans les noyaux apicaux, les chromosomes se forment selon le schéma que nous avons décrit pour le *Zygnema* (V). Nous avons cru toutefois longtemps qu'il existait des rapports entre le nucléole et les chromosomes; il nous semblait voir parfois le nucléole dégorger les chromosomes, ainsi que

Berghs l'a décrit dans le *Spirogyra* (VI). De plus, nous étions frappé de la quantité considérable de réseau nucléaire qui demeure intact et immobile même après la formation complète de la figure métaphasique, fig. **20** et **21**.

Cependant nous avons pu saisir dans la suite la formation des chromosomes aux dépens du réseau. Certains tractus de ce dernier deviennent de plus en plus colorables, s'individualisent et constituent les chromosomes, cela sans l'intervention d'un peloton continu, fig. **17** et **18**.

Le nucléole, dans l'entretemps, se vacuolise, se décolore et a toujours disparu à la métaphase. Peut être, fournit-il au réseau chromosomique, — qui est, au repos, peu colorable, — de la substance chromatique.

Les chromosomes ne se forment qu'aux dépens d'une partie du réseau dans les cellules apicales, et une grande quantité de celui-ci n'est pas employée à cet effet, fig. **20** et **21**.

Dans les cellules non terminales, la quantité de réseau nucléaire non employé devient de plus en plus petite à mesure que l'on s'éloigne du sommet et, bientôt, le réseau tout entier est utilisé pour la formation des chromosomes. La plaque équatoriale occupe alors tout le diamètre du noyau que le fuseau remplit presque en entier, fig. **24**.

C'est pourquoi on peut considérer avec Swingle le réseau nucléaire extrachromosomique des cellules apicales comme une substance analogue à celle qui demeure dans les œufs lorsque, après leur longue période d'accroissement, les chromosomes hétérotypiques s'élaborent définitivement. Il faut remarquer en effet que cette cellule apicale, la seule de toute l'algue qui soit en voie d'accroissement actif, doit être le siège d'une nutrition intense. Or, Lerat (VII), dans les ovocytes du *Cyclops*, voit apparaitre le réseau extrachromosomique, au moment où ceux-ci arrivent au contact du canal intestinal et où, par conséquent, l'œuf reçoit une nourriture abondante.

On pourrait peut-être aussi l'homologuer avec le réseau décrit par Berghs dans le *Spirogyra*, réseau qui se reforme dans la cavité nucléaire sans aucun rapport avec les chromosomes.

La portion non chromosomique du réseau paraît ne prendre aucune part à la formation du fuseau. D'autre part, comme nous le verrons, elle n'est pas répartie entre les deux noyaux-filles. Elle se mélangera plus tard au protoplasme lorsque la membrane nucléaire disparaitra.

Les chromosomes métaphasiques ont la forme de petits bâtonnets courts, ils sont très nombreux et, dans les cas les plus favorables, nous en

avons compté jusqu'à 32. A la métaphase, ils se disposent suivant un seul plan à l'équateur du fuseau, FIG. 19, et ils apparaissent clivés en deux longitudinalement. La FIG. 25 représentant une métaphase en vue oblique montre très clairement cette division.

Touchant la métaphase, nous n'avons rien à ajouter à ce que dit SWINGLE, si ce n'est que nous avons observé assez souvent des corpuscules aux pôles du fuseau à ce stade. Ils sont parfois comme rejetés sur le côté, FIG. 19. Il arrive qu'il ne s'en trouve qu'un seul ou que deux à chaque pôle. Nous avons toutefois rencontré des cas très nombreux de métaphase sans « corpuscule polaire » au centre de l'aster, FIG. 20, 21 et 23.

Ainsi que SWINGLE le constate, il existe une diminution notable des filaments astériens à la métaphase. Ceux-ci sont beaucoup moins nombreux et, dans certains cas même, celui des asters qui était le moins fourni à la prophase, a presque entièrement disparu.

On remarque de plus, lors de la métaphase, une déformation caractéristique du noyau. Celui-ci, primitivement circulaire, et même quelque peu allongé entre les deux asters, présente alors à chaque extrémité une dépression profonde au fond de laquelle se trouve le pôle du fuseau, pendant que tout le noyau lui-même devient quelque peu aplati, FIG. 20 et 21.

Les chromosomes-filles s'écartent alors l'un de l'autre et remontent vers les pôles, FIG. 22. Durant tout le retour polaire, l'ancienne membrane nucléaire persiste, sauf aux deux pôles, et ce n'est que lorsque les noyaux-filles sont presque reformés qu'elle se détruit. Le réseau nucléaire non employé peut alors se mélanger avec le cytoplasme au sein duquel il disparaît.

Après le tassement polaire, FIG. 26, les noyaux-filles se reconstituent de la façon que nous avons décrite pour le *Zygnema* dans un précédent mémoire.

L'enchylème nucléaire se produit rapidement en grande abondance en sorte que le réseau quiescent est vite reformé, FIG. 27 et 28. Ce réseau perd rapidement sa colorabilité et on y voit apparaître alors des gouttelettes de tailles différentes se colorant vivement en noir par l'hématoxyline; c'est la première ébauche du nucléole, FIG. 29. Ces gouttelettes confluent finalement au centre du noyau pour y reformer le gros nucléole unique décrit précédemment.

La vacuole nucléaire au début est très petite et ne contient que le réseau peu fourni formé par les chromosomes. Nous aurions voulu suivre les

stades de la réapparition du réseau très considérable qui remplit la grande vacuole nucléaire, mais nous n'en avons pas trouvé les aspects dans notre matériel. En tout cas ce réseau n'est pas une portion de cytoplasme qui serait enfermée dans la vacuole nucléaire et ceci confirme l'interprétation que nous avons donnée plus haut, d'accord avec SWINGLE, de la valeur du réseau qui demeure dans la cellule apicale après l'élaboration des chromosomes.

Durant les derniers stades de la cinèse, l'ancien aster est toujours conservé. Nous y observons encore presque toujours les mêmes « corpuscules centraux » que nous avons décrits précédemment, FIG. **26**, **27**, **28** et **29**.

Les microsomes et les « corpuscules centraux » se retrouvent également dans les quelques cellules situées immédiatement sous la grande cellule terminale. Toutefois, dans les cellules plus petites, l'aster se réduit de plus en plus et on n'y observe plus ni microsomes ni aucun corpuscule central, FIG. **30**.

Dans ces petites cellules, SWINGLE, tout comme nous, constate la disparition de ces « granules centraux ». Toutefois il admet encore leur existence par analogie, parce qu'il y existe encore des asters assez bien centrés.

Nous pensons, ainsi que nous le verrons, qu'on peut avec tout autant de raison mettre leur disparition en rapport avec la disparition des microsomes

DISCUSSION.

I. *Kinoplasme.*

SWINGLE considère les amas polaires de filaments protoplasmiques comme représentant le kinoplasme de STRASBURGER (XI) et la région vacuolaire qui les enveloppe comme correspondant au trophoplasme du même auteur.

Cette distinction ne nous paraît pas justifiée dans le *Stypocaulon*. Ainsi que nous l'avons décrit, la cellule est tout entière traversée par un réseau filamenteux, réseau beaucoup plus dense au niveau des amas polaires, beaucoup plus lâche dans la région où se sont creusées les vacuoles. Ces dernières résultent tout simplement du dépôt de certaines substances liquides ou autres à l'*intérieur de l'enchylème*, dans lequel plongent les

filaments du réseau. Elles n'appartiennent pas à l'organisation fondamentale du cytoplasme.

En d'autres termes, il n'y a pas, dans le protoplasme de *Stypocaulon*, deux parties douées d'une organisation essentiellement différente et jouant des rôles divers. Nous ne voyons pas qu'il y ait à distinguer dans le protoplasme autre chose que l'enchylème (CARNOY VIII) ou Interfilarmasse (FLEMMING IX), dans lequel plonge, d'autre part, le réticulum (CARNOY) ou Fadengerüst (FLEMMING).

Pour maintenir une distinction entre trophoplasme et kinoplasme, il faudrait admettre que l'enchylème vacuolisé est le siège exclusif de l'activité trophique et que le réticulum filamenteux est uniquement adapté à l'exécution des phénomènes cinétiques, mais cette interprétation nous paraît dépourvue de fondement.

Rappelons que, dans le *Pellia*, GRÉGOIRE et BERGHS (04) ont nettement montré la formation des asters et du fuseau par l'orientation graduelle du réseau général du protoplasme, et que BERGHS (06) a confirmé cette conclusion dans les sporocytes de *Paris quadrifolia*.

II. *Centrosome.*

Les corpuscules que nous avons décrits au sein des asters sont-ils de vrais *centrosomes?* SWINGLE le pense. Il admet qu'au début de chaque cinèse il existe au sein de l'aster unique deux corpuscules centrosomiques provenus de la bipartition d'un centrosome unique hérité de la cinèse précédente. Ces deux centrosomes-filles s'écartent l'un de l'autre en même temps que l'aster se divise en deux asters-filles. Ces corpuscules sont donc pour lui les agents de la formation de la figure achromatique et il adopte pour les corpuscules centraux de *Stypocaulon* la définition de BOVERI (X) : « Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes, distinktes, dauerndes Zellenorgan, das durch Zweitheilung sich vermehrend, die dynamischen Zentren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen liefert. »

Nous ne pensons pas pouvoir considérer les corpuscules que nous observons, comme représentant de vrais centrosomes d'après la conception de BOVERI.

Examinés d'abord en eux-mêmes, ils ne révèlent aucun caractère spécial qui les distingue des autres microsomes cytoplasmiques. Au contraire,

ils sont tout à fait semblables aux microsomes qui se trouvent en abondane *sur le trajet même des filaments astériens.*

En faveur de leur naturè centrosomique, on ne pourrait alléguer que leur situation au centre de l'aster et leur bipartition régulière.

Touchant le premier point, il faut se rappeler qu'il y a des asters sans corpuscule central même à la prophase; que, de plus, la centration des irradiations astériennes autour de ces granules est souvent imparfaite; que, enfin, on trouve de pareils corpuscules non seulement au centre, mais aussi dans le voisinage du centre, FIG. 8.

Touchant le second point, rappelons d'abord que les asters se forment très probablement indépendamment l'un de l'autre en deux points écartés; que, de plus, on trouve dans les asters uniques plus de deux corpuscules, FIG. 6 et 8; enfin, que parfois on trouve deux corpuscules à chaque pôle, dès le moment où apparaissent les deux asters, à une époque par conséquent où il est impossible d'admettre une bipartition de centrosomes préalable à une cinèse ultérieure, FIG. 13.

Nous pensons donc que les caractères de ces corpuscules, ainsi que leur façon de se comporter, loin de suffire à établir leur nature centrosomique, paraissent plaider plutôt contre cette interprétation.

Les figures de SWINGLE d'ailleurs ne sont pas démonstratives. Outre les figures qui devraient montrer la bipartition de l'aster primitif et dont nous avons déjà discuté la portée, l'auteur n'apporte que la fig. 9 montrant simplement deux petits bâtonnets l'un près de l'autre et semblable à notre FIG. 7. Seulement nous trouvons des aspects analogues, ainsi que nous venons de le dire, non seulement au sein de l'aster unique, mais aussi au sein de chacun des deux asters du début de la prophase, à un moment où on ne peut admettre la bipartition d'un centrosome pour une cinèse ultérieure.

Les éléments nouveaux que nos recherches, pensons-nous, apportent à la présente question, sont d'abord la constatation, dans le *Stypocaulon*, de fuseaux très courts tels que ceux que représente notre FIG. 21; ensuite, l'observation plus détaillée de la constitution des corpuscules centraux; enfin, la constatation et l'analyse des microsomes qui voisinent avec les corpuscules centraux et qui leur sont tout à fait identiques.

Rappelons que FARMER et WILLIAMS n'attachent pas d'importance aux corpuscules centraux qu'ils ont observés dans le *Fucus*.

Quelle est alors la signification de ces corpuscules? Nous l'avons déjà insinué, nous les considérons comme des cytomicrosomes quelconques situés

fortuitement au centre des irradiations astériennes, soit qu'ils se soient trouvés là au moment où les irradiations se sont formées, soit qu'ils y aient été entraînés par les courants qu'on s'accorde à reconnaître au sein de l'aster.

Nous trouvons une confirmation de cette interprétation dans le fait que les cellules petites de l'algue se montrent dépourvues à la fois de microsomes et de corpuscule central, FIG. 30.

Toutefois nous ne donnons à notre interprétation qu'un très grand degré de probabilité sans vouloir l'avancer comme certaine et définitive.

CONCLUSIONS.

1. Dans la cellule apicale, les chromosomes se forment aux dépens de certains tractus plus épais du réseau peu colorable du noyau. Une grande partie de ce réseau demeure inemployée et correspond probablement au » réseau d'accroissement « qu'on observe dans les ovocytes animaux.

2. Le nucléole ne fournit pas de chromosomes. Peut-être, en se désagrégeant durant la prophase, fournit-il aux vrais chromosomes de la substance chromatique.

3. Les chromosomes à la télophase reconstituent un réseau chromatique suivant le processus typique. Le nucléole ne résulte pas de la confluence des chromosomes.

4. Le fuseau est vraisemblablement d'origine cytoplasmique.

5. Les deux asters, dont la formation marque le début de la prophase, ne résultent pas de la division en deux d'un aster unique, mais ils apparaissent indépendamment l'un de l'autre.

6. Il n'y a pas à distinguer ici entre kinoplasma et trophoplasma au sens où ces dénominations ont été prises par STRASBURGER.

7. Il est extrêmement probable que les » corpuscules centraux « qui siègent au foyer des asters ne sont pas d'authentiques centrosomes. Non seulement rien ne démontre qu'ils auraient cette valeur, mais tout porte à penser qu'ils représentent des microsomes cytoplasmiques.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

I. *Strasburger*, 1880 : Zellbildung und Zelltheilung.

» 1892 : Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoïden und das Wesen der Befruchtung.

II. *Swingle*, 1897 : Zur Kenntnis der Kern- und Zelltheilung bei den Sphacelariaceen; Jahrb. f. wiss. Bot., XXX.

III. *Bütschli*, 1892 : Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

IV. *Farmer et Williams*, 1898 : Contribut. to our knowl. of the Fucaceae; Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. 190

V. *Escoyez*, 1907 : L'élément nucléaire et la caryocinèse chez le Zygnema; La Cellule, t XXIV, 2 fasc.

VI. *Berghs*, 1906 : Le noyau et la cinèse chez le Spirogyra; La Cellule, t. XXIII, 1er fasc.

VII. *Lerat*, 1905 : Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus; La Cellule, t. XXII, 1er fasc.

VIII. *Carnoy*, 1884 : Biologie cellulaire.

IX. *Flemming*, 1899 : Ueber Zellstructuren; Verhandlung d. Anat. Gesellschaft, 21-24 Mai.

X. *Boveri*, 1895 : Ueber das Verhalten der Centrosomen b. d. Befruchtung d. Seeigeleies, nebst allgem. Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes; Verh. d. phys.-med. Gesellsch zu Würzburg, N. F., Bd. 29, nº I.

XI *Strasburger*, 1893 : Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse.

» 1897 : Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung; Jahrb. für wiss. Bot., XXX, H. 2 und 3.

» 1900 : Ueber Reductionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen, etc.

EXPLICATION DES FIGURES.

Tous nos dessins ont été pris à la chambre claire à la hauteur de la platine du microscope. Nous nous sommes servi de l'objectif 1/15 *semi-apochromatique de* KORITZKA *et de l'oculaire* 8. *Les* FIG. **1** *et* **2** *ont été dessinées avec le même objectif et l'oculaire* 4, *les* FIG. **11**, **12** *et* **13** *avec l'oculaire* 6, *les* FIG. **9**, **18**, **27** *et* **29** *avec l'oculaire* 12. *et les* FIG. **22**, **24**, **28** *et* **30** *avec l'oculaire* 18.

FIG. **1**. Cellule terminale avec noyau au repos, montrant le « mitoplasme » et l'alvéoplasme ».

FIG. **2**. Cellule terminale, noyau quiescent avec nucléole très chromatique et réseau; aster non orienté, parsemé de microsomes, dont plusieurs sont situés contre la membrane nucléaire

FIG. **3**. Coupe transversale de mitoplasme un peu au-dessus du centre de l'aster. Nombreux microsomes affectant la forme de bâtonnets droits ou courbés, parfois même étranglés en haltère. Quelques-uns des microsomes sphériques ne sont que des bâtonnets vus en coupe, tandis que d'autres sont véritablement sphériques.

FIG. **4**. Noyau quiescent. Enorme nucléole chromatique Aster non orienté montrant quelques microsomes.

FIG. **5**. Noyau au repos dans une cellule terminale. Nucléole de forme bizarre. Corpuscules centraux au nombre de deux, un en forme de bâtonnet disposé parallèlement à la membrane nucléaire, l'autre, presque sphérique, disposé perpendiculairement au premier.

FIG. **6**. Corpuscules centraux au nombre de deux, l'un petit et sphérique, l'autre formé d'un amas de granules fusionnés partiellement. Les filaments astériens ne convergent pas tous vers ces corpuscules.

FIG. **7**. Aster assez bien centré possédant deux corpuscules en bâtonnets. Quelques microsomes sont éparpillés dans le mitoplasme.

FIG. **8** et **9**. Figures montrant des apparences de division d'un aster primitif en deux asters-filles. La FIG. **8** montre trois granules contre la membrane nucléaire; toutefois, deux seulement se trouvent dans la plage où se terminent les filaments astériens. Dans la FIG. **9**, l'un des granules est en dehors de l'aster, l'autre ne sert d'attache qu'à une faible partie des filaments, la plupart de ceux-ci se terminant dans une zone voisine sans corpuscule.

FIG. **10**. Noyau prophasique montrant deux asters assez distincts provenant d'un mitoplasme unique couvrant, durant le repos, une grande partie de la surface

nucléaire Au centre de ces asters, on trouve plusieurs granules sans qu'aucun d'eux puisse être considéré comme centre d'irradiation.

FIG. **11**. Noyau possédant deux asters, l'un bien développé possédant un corpuscule central en forme de **V** épaissi à l'extrémité des deux branches, tandis que l'autre aster ne montre qu'une ébauche d'orientation.

FIG. **12**. Figure prophasique montrant deux asters, l'un bien développé, sans corpuscule central, mais possédant près de son centre quelques microsomes, l'autre non encore parfaitement orienté et parsemé aussi de microsomes.

FIG. **13** Noyau à deux asters possédant chacun en leur centre deux corpuscules allongés parallèlement l'un à l'autre.

FIG. **14** et **15**. Noyaux possédant chacun deux asters. Dans la FIG. **14**, on trouve, au pôle possédant l'aster le mieux fourni, un corpuscule central en forme de **V** et beaucoup de microsomes éparpillés; à l'autre pôle, un corpuscule unique en bâtonnet. Dans la FIG. **15**, l'un des corpuscules est aussi en forme de **V**, l'autre en haltère

FIG. **16**. Aster vu d'en haut. On ne remarque en son centre aucun organite particulier, mais les filaments sont centrés vers une zone dans le voisinage de laquelle on remarque plusieurs microsomes.

FIG. **17** et **18**. Elaboration des chromosomes aux dépens du réseau par concentration de celui-ci vers certains tractus. Le nucléole est encore conservé; dans la FIG. **17**, il présente des signes de désorganisation.

FIG. **19**. Mise au fuseau. Ce dernier n'est pas encore tout à fait achevé, les filaments fusoriaux envahissent encore la plus grande partie du noyau. Les asters sont fortement diminués et possèdent, l'un un corpuscule en forme de bâtonnet recourbé, l'autre deux petits granules quelque peu allongés.

FIG. **20**. Fuseau presque achevé. Un corpuscule central est encore visible à l'un des pôles. La membrane nucléaire est déformée, elle a subi un enfoncement aux deux pôles.

FIG. **21**. Fuseau tout à fait terminé : une grande quantité du réseau nucléaire n'a été employée ni à l'élaboration des chromosomes ni à l'édification du fuseau. Remarquer la courte distance séparant les deux pôles du fuseau.

FIG. **22**. Début de l'anaphase.

FIG. **23**. Métaphase montrant la diminution considérable des deux asters. Nombreux chromosomes clivés longitudinalement, montrant les deux chromosomes-filles superposés l'un à l'autre.

FIG. **24**. Métaphase dans une des petites cellules du corps de l'algue. Le réseau nucléaire a été employé tout entier à l'élaboration des chromosomes Le fuseau occupe presque toute la cavité nucléaire, et la plaque équatoriale tout le diamètre.

FIG. **25**. Couronne équatoriale vue obliquement, montrant nettement le clivage en long de quelques bâtonnets métaphasiques.

FIG. **26**. Tassement polaire. La membrane nucléaire est détruite. Les deux asters possèdent chacun un « corpuscule central » en forme de bâtonnet allongé

FIG. **27**. Reconstitution des deux noyaux-filles. Les deux asters sont conservés et montrent, l'un un corpuscule central en forme de **V**, l'autre un granule presque sphérique.

FIG. **28**. Le réseau nucléaire est presque entièrement reformé. L'aster montre un corpuscule central unique et sphérique.

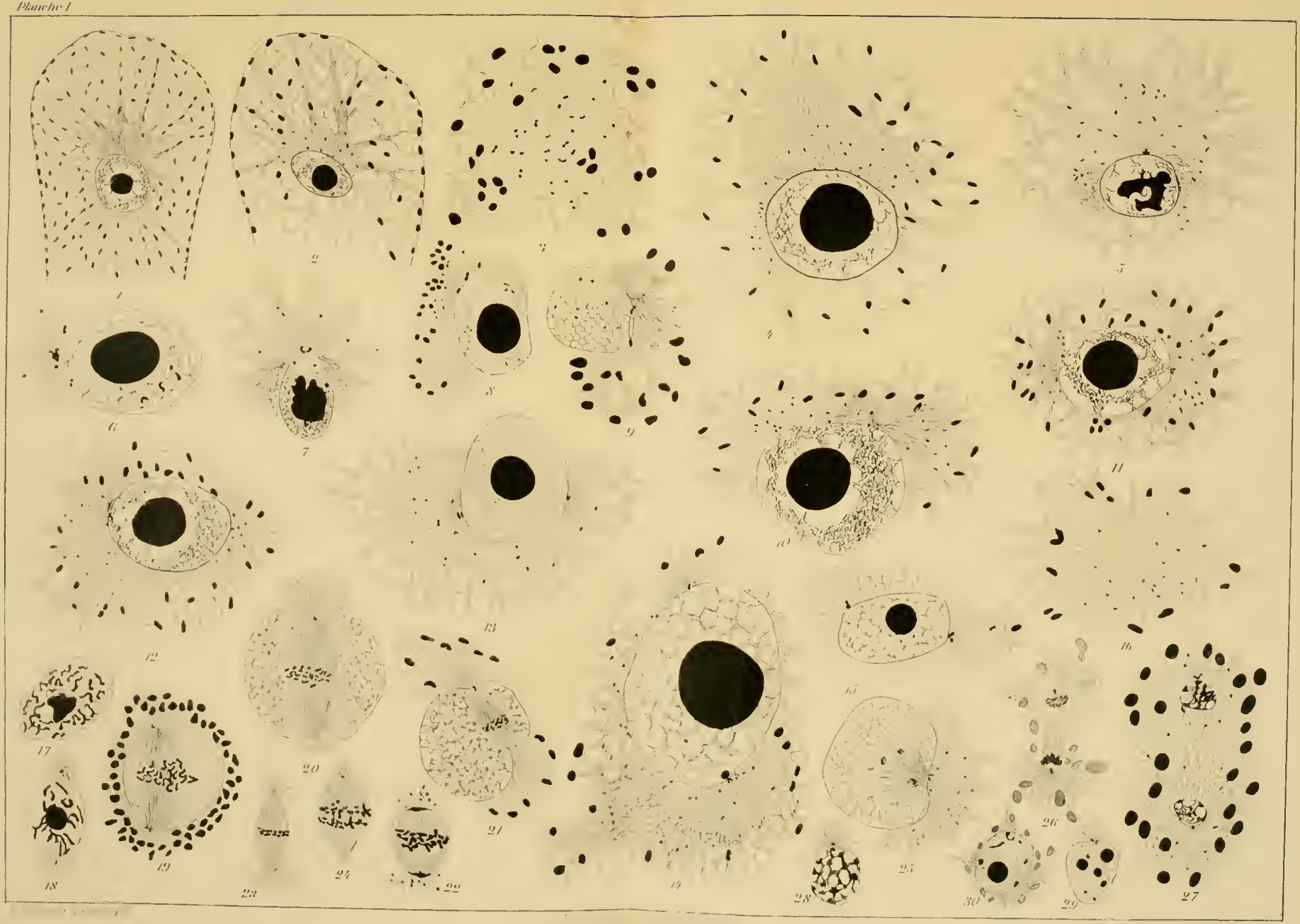
FIG. **29**. Réapparition du nucléole sous forme de gouttelettes chromatiques de grandeur différente. Aster avec deux « corpuscules centraux » l'un près de l'autre.

FIG. **30**. Aster dans une petite cellule du corps de l'algue. Absence du « corpuscule central » et de microsomes dans le mitoplasme.

TABLE DES MATIÈRES.

	PAGES
Introduction	181
Méthodes	181
Enrobage	181
Coloration	183
Observations personnelles	183
Cellule au repos	183
Phénomènes cinétiques	186
Discussion	192
Kinoplasme	192
Centrosome	193
Conclusions	195
Liste bibliographique	197
Explication des Figures	199

Planche I


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30

Les débuts de l'ovogénèse

DANS LE

DYTISCUS MARGINALIS

PAR

Paul DEBAISIEUX
Etudiant en médecine.

Institut Carnoy : Laboratoire du Prof. Grégoire.

(Mémoire déposé le 5 mars 1909.)

TABLE DES MATIÈRES.

Introduction 207
Matériel et méthodes. 209
Observations personnelles 210
I. Zone de multiplication 211
II. Zone de différentiation 213
III. Zone de l'étape synaptique 217
IV. Zone de grand accroissement de l'ovocyte 222
Signification de la « masse chromatique » 226
Conclusions 228
Liste bibliographique 231
Explication des figures 233

Les débuts de l'ovogénèse

DANS LE

DYTISCUS MARGINALIS.

INTRODUCTION.

On sait que GIARDINA (01) a décrit pour le *Dytiscus marginalis* une ovogénèse de caractère assez particulier. Pendant la période de multiplication, il se produit d'abord un certain nombre d'ovogonies, puis chacune de celles-ci, par quatre cinèses successives, donne naissance non pas à 16 ovocytes, mais à un seul ovocyte accompagné de 15 cellules nourricières. La principale caractéristique de ces quatre cinèses consiste dans l'existence d'une masse chromatique spéciale qui, apparue avant la première cinèse, est transmise en totalité à l'ovocyte sans rien céder aux 15 cellules nourricières. Pour cette raison, GIARDINA appelle ces cinèses les « cinèses différentielles ». Il importe de distinguer, dans la description de GIARDINA, ce qui concerne l'*origine* de la masse chromatique et ce qui a trait à son *évolution* ultérieure. En ce qui concerne d'abord ce second point, l'auteur décrit, à la prophase de la première cinèse différentielle, à côté des 40 chromosomes — nombre normal. — une masse chromatique volumineuse qui, à la métaphase, entoure la plaque équatoriale sous forme d'un anneau fortement chromatique. A l'anaphase, cette masse ne se divise pas, mais se portant vers un seul pôle, elle est transmise tout entière à l'une des deux cellules-filles seulement, l'autre ne recevant que les chromosomes-filles. La cellule privilégiée — GIARDINA l'appelle O_2, — va continuer la lignée qui aboutira à l'ovocyte; l'autre (cellule N_2) ne produira que des cellules nourricières. Dans la cellule O_2, les chromosomes-filles seuls concourent à édifier le réseau de repos,

tandis que la masse chromatique, bien que se modifiant plus ou moins notablement, reste distincte jusqu'à la prophase suivante. Elle évolue pendant une seconde cinèse de la même façon que pendant la première et encore une fois est transmise à une seule des cellules-filles. Une troisième et une quatrième cinèse analogues se succèdent encore et aboutissent à la formation d'une seule cellule pourvue à la fois du nombre normal des chromosomes et de la masse chromatique, — cellule qui constitue l'ovocyte, — et de 15 cellules dépourvues de la masse chromatique et ne possédant que les chromosomes en nombre normal : ce sont les cellules nourricières.

Ces conclusions extrêmement importantes de Giardina se complètent chez l'auteur par une interprétation touchant *l'origine et la valeur* de la masse chromatique. Or, sur ce point, il arrive à des conclusions qui sont de nature à ruiner d'après lui la thèse de la persistance autonome des chromosomes. Voici la description de Giardina : « la chromatine du noyau, répartie d'abord uniformément sur tout le réseau achromatique, se divise peu à peu en deux parties : l'une composée de tout petits granules se porte en un hémisphère du noyau, l'autre se concentre en une quarantaine de gros granules de forme carrée, éparpillés dans l'autre hémisphère ».

« Lorsque s'organise le fuseau, les chromosomes » — les quarante granules — « se rangent à la plaque équatoriale, et pendant ce temps le reste de la chromatine, qui d'abord était une masse granuleuse, devient homogène et vacuoleuse, et puis se transforme en une masse compacte ».

Dans les considérations générales qu'il développe à la fin de son mémoire, Giardina trouve dans cette description une preuve « contre l'hypothèse de l'individualité » des chromosomes. L'auteur suppose en effet qu'*un certain nombre des chromosomes* a servi à former la masse chromatique. Si par conséquent, dit-il, les chromosomes étaient réellement autonomes, on devrait en retrouver, à la plaque équatoriale, un nombre moindre que le normal, ce qui n'est pas.

Boveri (04) ne partage pas l'avis de Giardina. Il met les phénomènes décrits par l'auteur italien en rapport avec le mode de diminution chromosomique qui a été constaté chez l'*Ascaris lumbricoïdes* par Bonnevie. Dans cet animal, *chacun* des chromosomes abandonne un petit tronçon à chacune de ses extrémités. C'est un phénomène analogue qui, d'après Boveri, se passerait dans le *Dytiscus*. Dans chacune des 40 portions du réseau correspondant aux 40 chromosomes, une partie seulement de la structure s'organiserait en un segment chromatique, le restant demeurant inemployé à cet

effet. — Toutes les portions ainsi délaissées se ramasseraient ensuite, de manière à former la masse chromatique, l'anneau de GIARDINA. Et ainsi, rien, dans les cinèses différentielles du *Dytiscus*, ne s'opposerait à la conception de l'autonomie des chromosomes.

L'élucidation de l'origine de la « *masse chromatique* », on le voit, est très importante : elle constitue le premier objet de nos recherches.

Nous avons poursuivi un second but. D'après GIARDINA, le noyau ovocytaire, reconstitué après la dernière cinèse différentielle à l'aide des chromosomes et de la masse chromatique, passe ensuite par un stade de *synapsis*. Seulement cela comporte uniquement, pour l'auteur, la transformation du réseau en un spirème assez ramassé. Dans la suite, ce spirème perdrait graduellement sa colorabilité, se transformerait à nouveau en un réseau dépourvu totalement de chromatine. De son côté, l'anneau chromatique, après avoir pris un grand développement, évoluerait à son tour en un réseau de plus en plus incolorable et de plus en plus réduit. Bientôt les deux réseaux, celui qui provient des chromosomes, — se développant dans presque toute la cavité nucléaire agrandie, — et celui qui provient de la masse chromatique, — de plus en plus confiné dans une petite plage du noyau, — se fusionneraient en un seul. Dans cette structure, l'auteur tient que les chromosomes ont encore une fois perdu toute autonomie.

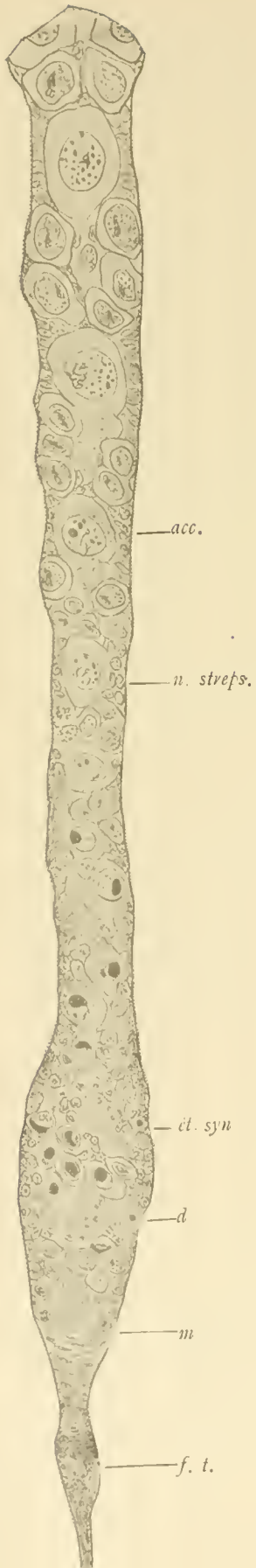
Nous avons voulu rechercher si le *Dytiscus* se soustrait à la loi générale de l'ovogénèse, qui comporte une étape synaptique complète avant la période de grand accroissement, et si, réellement, il faut admettre ici une déchéance de l'autonomie des chromosomes.

Telles sont les questions que M. le Professeur GRÉGOIRE a signalées à notre attention, lorsqu'il nous confia, il y a deux ans, l'étude du *Dytiscus*. Nous le remercions vivement ici pour l'intérêt bienveillant avec lequel il a suivi, pas à pas, nos recherches et pour l'aide constante qu'il nous a prodiguée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Objet. Nos recherches ont porté surtout sur l'ovaire du *Dytiscus marginalis* L. [1]. Le matériel a été recueilli en automne 1906 et en automne 1907.

[1] Nous avons contrôlé les résultats sur d'autres espèces de *Dytiscus* et sur l'*Acilius sulcatus*, insecte de la même famille. Cette partie de notre étude est encore à compléter.



Fixation. Les ovaires disséqués sur l'animal vivant ont été fixés isolément. Un assez grand nombre de fixateurs ont été employés à titre de contrôle réciproque : notamment, les liqueurs de Zenker, Bouin, vom Rath, Carnoy, Gilson, Hermann, Flemming. Les trois premiers, surtout le Zenker, nous ont donné les meilleurs résultats.

Coloration. Trois méthodes surtout ont été employées :

a) Hématoxyline au fer de Heidenhain, suivi d'un passage rapide dans une solution aqueuse de rouge Congo, employé comme colorant protoplasmatique.

b) Hématoxyline de Delafield.

c) Méthode de Borrel (Rouge Magenta — Picro indigo-carmin et Iode ioduré).

A titre de contrôle furent employées aussi la triple coloration de Flemming, la coloration à la safranine et au vert lumière (Giardina).

Coupes. Après enrobage au toluène ou de préférence à l'huile de cèdre, les coupes furent faites à 5 μ et collées à l'albumine glycérinée.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Giardina, dans ses recherches sur le *Dytiscus*, a distingué dans l'ovaire les trois zones suivantes :

1. Une zone de *multiplication* (*m*), où les ovogonies subissent quelques cinèses, fig. ci-contre.

2. Une zone de *différentiation* (*d*), dans laquelle les ovogonies de dernière génération, par quatre cinèses successives, donnent chacune un ovocyte et 15 cellules nourricières.

3. Une zone d'*accroissement* des ovocytes.

Cette zone, d'après Giardina, débute au contact immédiat de la zone de différentiation. Nos

recherches nous ont, au contraire, amené à distinguer deux zones succédant à la zone de différentiation : d'abord une zone d'*étape synaptique* (*ét. s.* jusque *n. streps.*) comportant déjà un certain accroissement, dans laquelle les noyaux ovocytaires subissent une série de modifications aboutissant à la *formation de chromosomes strepsitènes ou diplotènes*; ensuite une zone de *grand accroissement* de l'ovocyte (*acc.*).

I. Zone de multiplication.

Nous trouvons cette zone en contact immédiat avec un « filet terminal » (*f. t.*) étroit et formé de petites cellules.

Le tube ovarien semble débuter d'emblée, au contact du filet terminal, par un certain nombre de jeunes ovogonies, ne différant guère des ovogonies des générations ultérieures. Elles sont entremêlées de petites cellules irrégulières provenant probablement, ainsi que le dit Giardina, des cellules du filet terminal et destinées à donner ultérieurement la couche folliculaire revêtant chaque œuf. Jamais nous n'avons pu relever de traces d'une cellule primordiale, de dimension plus grande, telle que Lerat (05) en a décrit chez le *Cyclops* sous le nom de cellule apicale. D'autre part, nous n'avons pas non plus rencontré des aspects établissant une transition entre les cellules du filet terminal et les ovogonies. Aussi, n'osons-nous pas émettre d'avis ni en faveur de l'origine commune, ni en faveur de l'origine distincte des ovogonies et des cellules du filet terminal.

Les ovogonies, fig. **1**, se présentent sous forme de cellules régulières, sphériques, à membrane apparente, à protoplasme bien développé et à grand noyau. Celui-ci au repos contient un réseau assez fin, peu colorable, et ne renferme pas de nucléole net.

Au début de la division, on voit apparaître dans le réseau des parties plus colorées dessinant bientôt des tractus de plus en plus nets, fig. **2**, **3**, **5**, **7**. Ceux-ci s'épaississent et se raccourcissent de façon fort irrégulière, et arrivent finalement à former des chromosomes courts et minces, fig. **6**, **8**, **10**. Ceux-ci, ainsi qu'on le constate surtout dans les couronnes équatoriales vues du pôle, sont au nombre de 40, comme l'a décrit Giardina. On trouve assez souvent, mélangés à ces chromosomes, un ou plusieurs granules chromatiques reconnaissables à leur volume notablement plus grand, fig. **9**.

A côté des chromosomes achevés, on observe dans le noyau une formation extrachromosomique, fig. **6**, **7**, **8**, **9**. Elle présente un aspect un peu différent d'après le fixateur employé. Après le Zenker, elle apparaît sous

forme de réseau menu; après les autres fixateurs, elle forme une masse plus ou moins floconneuse. Quelle que soit son organisation, cet élément offre une colorabilité nettement distincte de celle des chromosomes. Après coloration à l'hématoxyline de HEIDENHAIN et au rouge Congo, il est coloré en rouge, tandis que les chromosomes sont colorés en noir.

A la métaphase, FIG. **11**, **18**, nous avons relevé un fait remarquable, non constaté par GIARDINA. A la plaque équatoriale, on observe assez souvent de gros granules chromatiques mêlés aux chromosomes, FIG. **12**. Ce sont des corpuscules identiques à ceux que nous avons signalés dans le noyau en prophase, FIG. **9**. Durant l'anaphase, ces granules s'allongent, FIG. **13**, **14**, puis finalement se portent tout entiers vers un pôle, FIG. **15**, ou bien ayant subi un étirement plus fort, ils se brisent et donnent une portion à chacune des deux cellules-filles, FIG. **14**, **16**. A la fin de l'anaphase, FIG. **16**, ces portions chromatiques reprennent la forme sphérique, et on les retrouve au nombre de une ou deux auprès de la masse des chromosomes Souvent elles se trouvent isolées au milieu d'une zone plus claire, vacuole dans le protoplasme. A la télophase, les chromosomes sont englobés dans une grande vacuole, FIG. **17**, au sein de laquelle ils se montrent bientôt anastomosés les uns avec les autres en un réseau. Nous avons essayé de nous rendre compte du sort du corpuscule chromatique en ce moment et de voir s'il est repris par le noyau en formation. Nous n'y sommes pas parvenu. Peut-être d'ailleurs, ce corps se fragmente-t-il en des tronçons qui ne se distinguent plus des chromosomes.

Plusieurs cinèses ovogoniales, semblables entre elles, se succèdent; elles aboutissent à former les ovogonies de la dernière génération. Celles-ci, comme le note GIARDINA, sont reconnaissables à l'existence d'un résidu fusorial se trouvant dans le protoplasme contre la membrane unissante des deux cellules-filles, FIG. **19**, **20**, **21**.

Nous trouvons ainsi, dans les cinèses goniales, deux particularités que ne signale pas GIARDINA : la présence d'un élément achromatique extrachromosomique et l'apparition d'un corps très chromatique qui perdure pendant la division. Ces deux formations ont-elles des rapports entre elles? Le corpuscule chromatique proviendrait-il d'une condensation du réseau extrachromosomique? Peut-être, mais il faut néanmoins remarquer que la FIG. **9** montre dans un même noyau les deux éléments en présence. D'autre part, la FIG. **9** elle-même et la FIG. **10** semblent indiquer la possibilité d'un ramassement de la substance diffuse en une masse compacte et chromatique. Il y a là

un point que nous ne sommes pas à même de trancher et qui serait cependant fort important pour l'élucidation et l'interprétation des stades ultérieurs.

II. Zone de différentiation.

Les phénomènes principaux de cette zone sont la naissance de la masse chromatique, et ensuite la formation, — aux dépens d'une ovogonie, — d'un seul ovocyte accompagné de 15 cellules nourricières.

En ce qui concerne le second point, c'est-à-dire la succession des quatre cinèses différentielles, à partir du moment où s'est déjà formée la masse chromatique, nous n'avons qu'à confirmer la description de Giardina. — Nous donnons cependant une série de dessins représentant ces cinèses et nous ajouterons quelques mots d'explication, fig. **26** à **36**. Il sera aisé de la sorte de se rappeler la description de Giardina.

La fig. **25** montre la prophase de la première cinèse différentielle. La masse chromatique est constituée et les chromosomes sont formés. Dans la fig. **26***a*, la masse chromatique, devenue parfaitement homogène, se trouve logée sur le flanc de la couronne équatoriale. On la voit, dans la fig. **26***b*, passer tout entière à un pôle de la figure. Les fig. **27** et **28** montrent la première cellule nourricière, la cellule N_2 de Giardina, déjà produite, tandis que dans la seconde cellule, celle que Giardina appelle O_2, les chromosomes ramassés au pôle se trouvent bientôt englobés dans une vacuole qui s'unit à la vacuole où est enfermée la masse chromatique. Dans la fig. **29**, le réseau quiescent s'est reconstitué aussi bien dans la cellule nourricière que dans la cellule générative. Dans cette dernière, la masse chromatique, dont la vacuole est encore, dans ce cas, isolée de la vacuole nucléaire, a subi de légères transformations. Peut-être même prend-t-elle parfois, ainsi que Giardina l'a vu, un aspect réticulé. Les fig. **30**, **31**, **32**, montrent la prophase, la métaphase et l'anaphase de la seconde cinèse différentielle subie par la cellule O_2, en même temps que la première cellule nourricière elle-même subit une division. La masse chromatique va encore passer tout entière, comme dans la fig. **27**, à l'une des deux cellules-filles produites par la division de la cellule O_2, la seconde cellule-fille devenant une cellule nourricière.

Après cette seconde cinèse différentielle, il existera donc une cellule générative O_3 et trois cellules nourricières. Dans la fig. **33**, on voit la cellule O_3 et les trois cellules nourricières en métaphase. Il va en résulter six

cellules nourricières provenant de la division des trois cellules nourricières de la génération précédente, une septième cellule nourricière provenant de la division de la cellule O_3 et enfin une cellule générative O_4. C'est ce que montre la FIG. **34**, où l'on voit déjà les sept cellules nourricières se divisant pour en produire 14, tandis que la cellule générative O_4 subit une dernière cinèse différentielle qui produira l'*ovocyte* et une quinzième cellule nourricière. Dans la seconde, la troisième et la quatrième cinèse différentielle, aussi bien que dans la première, la masse chromatique, entourant souvent la couronne équatoriale sous la forme d'un anneau, FIG. **31** et **35**, passe tout entière à la cellule générative, la cellule nourricière en demeurant dépourvue. Et ainsi on voit le noyau de la cellule-ovocyte, FIG. **36** et **37**, se reconstituer aux dépens des chromosomes-filles et de la masse chromatique. Les chromosomes-filles encore assez distincts dans la FIG. **36** sont déjà, dans la FIG. **37**, anastomosés en un réseau bien défini. Cette évolution est donc bien celle que GIARDINA a établie. Il n'y a pas à insister sur les détails des phénomènes. Notons seulement dans le superbe anneau chromatique de la FIG. **35** et dans les deux portions de l'anneau de la FIG. **33** une tendance à se transformer en un amas de granules.

Passons maintenant à ce qui concerne le second point, l'origine et la formation de la « masse chromatique ». Nous arrivons ici à des résultats qui ne concordent pas avec ceux de GIARDINA ou du moins avec l'interprétation de cet auteur.

La « masse chromatique », FIG. **24** et **25**, apparaît pendant la prophase de la première cinèse différentielle. Le noyau quiescent de l'ovogonie de dernière génération, FIG. **19**, — que l'on reconnait, rappelons-le, à la présence d'un résidu fusorial très net, — montre un réseau peu colorable, dans lequel persistent toujours quelques points ou tractus encore chromatiques.

Quand le mouvement cinétique reprend, ces tractus deviennent plus marqués et plus nets, FIG. **20** et **21**. Leur nombre, qui paraît d'abord inférieur au nombre normal, augmente ensuite. Enfin, ils prennent la forme de bâtonnets bien définis et fort chromatiques, FIG. **22**. Il arrive souvent, ainsi que GIARDINA l'a noté, que les chromosomes se montrent très tôt divisés longitudinalement.

Les éléments chromatiques, il faut le remarquer, sont pendant leur édification éparpillés dans tout le noyau. De plus, ils sont, du moins à leur début, en connexion avec le réseau dont ils ne représentent que des tractus, FIG. **19** Ceci sera fort important pour l'interprétation de ces stades.

Le réseau nucléaire n'est pas employé tout entier à l'édification des chromosomes. En dehors de ceux-ci, il reste dans la cavité du noyau, des portions réticulées assez irrégulières, disposées en traînées et qui sont colorables par les colorants protoplasmiques (Rouge Congo), FIG. **20** et **21**.

Jusqu'au stade où nous sommes arrivé, rien, dans l'évolution de l'ovogonie de dernière génération, ne paraît la distinguer des ovogonies des générations précédentes, ainsi que le montre la comparaison des FIG. **20** et **21** avec les FIG. **5** et **7**. C'est maintenant que va se marquer une différence. Tandis que, dans les ovogonies des générations précédentes, nous ne pouvions établir avec certitude le sort de la substance extrachromosomique, d'ailleurs assez peu développée, que nous avons décrite dans le noyau, ici au contraire nous pouvons suivre l'évolution de notre réseau achromatique et constater que c'est lui qui va donner naissance à la « masse chromatique ». En effet, ce réseau, qui était d'abord réparti dans toute la cavité nucléaire, se ramasse bientôt en une ou plusieurs plages, FIG. **22** et **23**; on y trouve encore au début une disposition réticulaire, FIG. **22**, mais progressivement la structure devient finement granuleuse, FIG. **23**. Les différentes plages confluent ensuite en une seule masse, FIG. **24**, qui subit en même temps une seconde modification : elle devient de plus en plus colorable par les colorants chromatiques et prend vivement le noir de l'hématoxyline de HEIDENHAIN. D'autre part la concentration de la masse s'accentue, la structure granuleuse s'efface et ainsi se forme une sphère chromatique de plus en plus homogène, FIG. **25**, **26**, **27** et suivantes.

A côté de la sphère chromatique, les chromosomes, nettement individualisés, ont acquis leur forme régulière.

Les faits tels que nous venons de les décrire contredisent l'interprétation de GIARDINA et sont en parfaite harmonie avec la thèse de l'autonomie des chromosomes. Pour trouver ici un obstacle à cette thèse, il faudrait, — et c'est bien ainsi que GIARDINA l'entend, — établir que la masse chromatique provient *d'un certain nombre des chromosomes* reçus par la cellule O_1 dans la dernière cinèse goniale qui a précédé la première cinèse différentielle; il faudrait, en d'autres termes, que toute une moitié du réseau fournît la masse chromatique, l'autre moitié fournissant les quarante chromosomes.

Or, nos observations montrent que telle n'est pas l'origine de la masse chromatique et des chromosomes dans les cinèses différentielles. Lors de la dernière télophase goniale, de même que dans les télophases précédentes, le réseau nucléaire se reconstitue par l'« anastomisation » des chromosomes.

De même, à la première prophase différentielle, les chromosomes apparaissent, comme dans toutes les cinèses, sous forme de tractus plus colorés du réseau, tractus qui sont, ainsi que nous l'avons relevé, éparpillés dans tout le réseau et non pas dans une plage seulement de celui-ci. D'autre part, la masse chromatique ne résulte pas du ramassement de toute une zone du réseau, mais du ramassement subi par les parties réticulées délaissées par les chromosomes dans toute l'étendue du noyau. Chose remarquable, les dessins de Giardina eux-mêmes montrent ce que nous venons de dire. On y voit les chromosomes naître non pas dans une moitié du noyau, mais dans toute l'étendue de ce dernier. Boveri en a déjà fait la remarque.

Par conséquent, il n'y a pas plus de raison ici, qu'il n'y en a pour les autres prophases, de douter de la persistance autonome des chromosomes.

Rien n'empêche d'admettre que les 40 tractus qui, à la première prophase différentielle, marquent les ébauches chromosomiques, ne sont autres que les 40 chromosomes qui, à la télophase précédente, se sont anastomosés en un réseau. Et cela d'autant plus que, ainsi que nous l'avons dit, le réseau garde toujours, durant le repos, des tractus ou des points plus chromatiques marquant certainement les « centres » des chromosomes qui constituent le réseau lui-même. Il y a plus : puisque les chromosomes de la dernière télophase goniale non différentielle se reconnaissent plus ou moins distincts dans le réseau sous forme de tractus plus chromatiques, puisque d'autre part ces tractus chromatiques deviennent les chromosomes de la prophase différentielle, il y a là une constatation qui plaide positivement en faveur de la thèse de l'autonomie des chromosomes.

Le maximum que l'on pourrait donc admettre, c'est que la masse chromatique, ainsi que l'a admis Boveri, représente des parties abandonnées par *chacun* des chromosomes, ce qui ne nuit pas à la conception de leur autonomie; mais nous aurons à revenir plus loin sur la vraie signification de la masse chromatique. Il nous suffit ici d'avoir montré qu'elle ne représente pas « un certain nombre de chromosomes » agrégés et que la première prophase différentielle dans le *Dytiscus* ne constitue pas un obstacle à la thèse de l'autonomie chromosomique.

III. Zone de l'étape synaptique.

Dans toutes les ovogénèses dont l'étude a été reprise récemment, on a constaté que les stades nucléaires suivants s'intercalent entre la télophase

de la dernière cinèse prématurative et le grand accroissement qui caractérise l'ovocyte : 1. noyau quiescent; 2. noyau leptotène ou à filaments minces; 3. noyau pachytène ou à filaments épais en anses, souvent disposés en « bouquet »; 4. noyau diplotène ou strepsitène à anses dédoublées en filaments entrelacés.

Cependant, GIARDINA, même dans son second mémoire, postérieur au travail de WINIWARTER, ne trouve dans le *Dytiscus*, en fait de « synapsis », qu'un stade à peloton chromatique ramassé.

Dans tous les objets auxquels nous venons de faire allusion, le noyau ovocytaire n'hérite de la dernière cinèse goniale que les chromosomes qui reconstituent le réseau. En outre, il existe, du moins le plus souvent, un nucléole ordinaire.

Dans le *Dytiscus* au contraire, dès que par la dernière cinèse différentielle l'ovocyte prend naissance, il est caractérisé par un élément spécial. Outre les chromosomes, son noyau contient une masse chromatique volumineuse, qui remplit la plus grande partie de la cavité nucléaire. Si donc les stades, qui ailleurs caractérisent le début de l'évolution ovocytaire, se retrouvent essentiellement dans le *Dytiscus*, on pourrait s'attendre à ce qu'ils ne s'y présentent pas avec des aspects absolument identiques à ceux qu'on observe dans les autres objets. Cela n'est vrai qu'en partie cependant.

En réalité, nous avons pu, contrairement à GIARDINA, retrouver dans le *Dytiscus* tous les *stades essentiels* de l'étape synaptique (sauf, comme nous le verrons, le noyau leptotène). Seulement la sériation de certains aspects, et par conséquent leur interprétation, n'est pas aussi aisée que dans d'autres objets.

Pour établir la *sériation*, nous nous basons sur les trois critériums suivants :

1. La localisation dans le tube ovarique.

Les stades sont de plus en plus avancés au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la pointe du tube. Cependant ce critérium n'est pas absolu, car ainsi que l'a montré GIARDINA, les démarcations des différentes zones sont non pas transversales à l'axe du tube, mais au contraire bombées, tournant leur concavité vers le filet terminal. On trouve donc à un même niveau transversal des cellules d'âges différents. D'autre part, il faut remarquer que tous les stades ne sont pas nécessairement représentés dans chaque tube.

2. L'aspect de la masse chromatique. Elle est transmise à l'ovocyte sous forme de sphère assez régulière, homogène, FIG. **38**. Si ensuite, on observe les ovocytes dans des zones de plus en plus avancées du tube ovarique, on voit la masse chromatique se transformer : elle subit d'abord une vacuolisation qui s'accentue de plus en plus, FIG. **39**, **45**, puis elle se déforme, se porte à la périphérie du noyau et s'adapte à la membrane en forme de calotte, FIG. **46**, **47**, **50**, **51**. Ensuite elle paraît se ramasser à nouveau, FIG. **52**, **54**, constituant une masse irrégulière, qui ultérieurement se fragmente progressivement en masses chromatiques de plus en plus petites, FIG. **55**, **56**, **57**. Encore une fois, ce critérium est assez élastique.

L'aplatissement de la masse chromatique en une calotte marginale est certainement postérieur à un stade où elle est sphérique et vacuolisée, FIG. **40**, etc. Seulement, il n'est pas certain que cet aplatissement se produise toujours ni qu'il soit toujours suivi d'un nouveau ramassement en sphère. D'autre part, ce critérium, à lui seul, ne permettrait pas de distinguer l'un de l'autre les deux stades à masse chromatique sphérique, celui qui précède le stade de « calotte » et celui qui le suit.

3. L'aspect des cellules nourricières. — Les cellules nourricières évoluent d'une façon très régulière, décrite par GIARDINA, et présentent des figures assez caractéristiques ; de sorte qu'à un même stade de la cellule-œuf correspond toujours un même aspect de la cellule nourricière. Après la dernière cinèse différentielle, les cellules nourricières présentent un repos correspondant au noyau quiescent de l'ovocyte. On constate l'existence d'un réseau plus ou moins régulier. Puis dans ce réseau, quelques tronçons s'épaississent, se raccourcissent, et finalement se condensent en granules. Dès leur formation, ces granules apparaissent doubles, et bientôt ces dyades se transforment en des corps tétradiques. En même temps leur affinité pour les colorants chromatiques croît progressivement.

Ultérieurement, les tétrades se fragmentent en quatre granules isolés, ceux-ci se fragmentent à leur tour en corps tétradiques, et ainsi au fur et à mesure que la cellule nourricière avance en âge, elle présente dans son noyau des granules de plus en plus nombreux. Finalement, ils sont éparpillés par centaines dans la cavité nucléaire [1].

C'est en nous servant de ces critères que nous allons tâcher de sérier

[1] Cette évolution très particulière des cellules nourricières mériterait une étude plus approfondie, nous espérons pouvoir d'ici quelque temps publier une notice complémentaire à ce sujet.

les aspects rencontrés dans cette zone. Néanmoins comme nous le verrons, certains points demeureront fort douteux.

A. La dernière cinèse différentielle est suivie de la reconstitution d'un réseau nucléaire, FIG. **38**. Nous trouvons en effet, bien qu'assez rarement, tout à côté des cellules en cinèse différentielle, des cellules dont le noyau contient, outre un réseau régulier et à peine colorable, une masse chromatique dense et sphérique, FIG. **38**. D'autre part, les cellules nourricières qui accompagnent ces cellules sont en nombre complet (15) et sont elles aussi au repos. Nous nous trouvons donc certainement en présence d'un *ovocyte à noyau quiescent*.

B. Nous avons laborieusement, mais en vain, recherché des noyaux leptotènes, c'est-à-dire contenant des filaments minces se produisant aux dépens du réseau. Nous n'avons pas trouvé d'aspect représentant certainement ce stade, mais nous ne doutons pas qu'il existe des transitions entre la disposition de la FIG. **38** et celles que nous allons décrire. Peut-être un observateur plus heureux aura-t-il l'occasion de les rencontrer.

C. L'aspect que nous croyons devoir ranger ensuite dans la sériation est représenté dans les FIG. **39**, **40**, **41**, **42**, **43**.

La sériation de ces cellules est établie d'après les trois caractères suivants :

1. Elles sont situées, dans le tube ovarique, au voisinage des ovocytes quiescents et avant les noyaux pachytènes dont nous parlons plus loin.

2. Les cellules nourricières qui les accompagnent montrent un réseau nucléaire en voie de condensation, de nombreux tractus épaissis et quelques granules y existent déjà, mais il ne s'y trouve pas encore de tétrades.

3. Enfin la masse chromatique n'est pas encore déformée, elle possède encore sa forme bien sphérique, mais montre une vacuolisation qui parfois est déjà très avancée. Ce sont ces trois considérations, prises ensemble, qui nous déterminent à placer ici les cellules dont nous parlons, FIG. **39**, **40**, **41**, **42**, **43**.

Dans ces noyaux, que provisoirement nous désignerons comme noyaux « b », nous remarquons un ensemble de filaments minces, parfois assez régulièrement disposés en anses. Ces filaments sont de dessin assez irrégulier, mais, fait caractéristique, ils sont généralement appariés, formant des anses doubles à éléments parallèles ou même enlacés. Il faut noter aussi que ces anses ne se montrent pas dispersées dans la cavité nucléaire, tout autour de la masse chromatique, mais elles sont plutôt groupées en un pôle du noyau.

D. Nous rencontrons ensuite des noyaux que l'on peut, sans difficulté et sans conteste possible, considérer comme des *noyaux pachytènes*, FIG. **44**, **45**, **46**, **47**. La masse chromatique à ce stade est située à la périphérie du noyau, et elle se déforme; se moulant d'une part sur la membrane nucléaire et se creusant vers son côté interne, elle affecte la forme d'une calotte.

Les cellules nourricières montrent parfois dans leur noyau des tétrades formées, généralement cependant on n'y trouve encore que des dyades. Les ovocytes des FIG. **44**, **45**, **46**, **47**, paraissent donc faire suite à ceux dont nous venons de parler. L'élément chromosomique du noyau en ce moment se trouve au pôle opposé à celui occupé par la masse chromatique. Il apparaît tantôt comme un magma assez dense et confus, où cependant se reconnaissent des filaments épais, FIG. **45**; tantôt, ce magma semblant se détendre, le peloton est plus lâche et les filaments épais sont très apparents et très nets, FIG. **46**, **47**.

Remarquons que dans plusieurs de ces anses épaisses il existe des tractus nettement dédoublés sur une certaine longueur, FIG. **45**, **46**, **47**.

E. Faisant suite dans le tube ovarique aux noyaux pachytènes et se présentant avec la même évidence que lui, nous trouvons les noyaux strepsitènes ou diplotènes, FIG. **51**, **52**, **53**, **54**.

Leur place dans la sériation est évidente, leur localisation, l'aspect de la masse chromatique et des cellules nourricières sont démonstratifs. La masse chromatique a repris une forme assez irrégulière et variable par la condensation de la « calotte chromatique ». Cet aspect est passager et bientôt elle se fragmente en deux, puis en plusieurs masses plus petites, FIG. **54**, **55**.

Les cellules nourricières, de leur côté, présentent d'abord des tétrades typiques, qui bientôt se résolvent en granules de plus en plus petits et de plus en plus nombreux.

Dans les noyaux dont nous parlons, FIG. **51**, **52**, **53**, **54**, les anses chromatiques, nettement individualisées, sont constituées de deux branches entrelacées, présentant ici l'aspect qui est absolument caractéristique du stade diplotène ou strepsitène. Seulement, il se rencontre une certaine variété dans les dispositions, entre autres en ce qui concerne la longueur des anses chromosomiques, sans que nous puissions établir une sériation dans ces différents aspects. Nous aurions voulu suivre le dédoublement longitudinal des anses pachytènes aboutissant graduellement à la formation des anses diplotènes. Mais nous n'y sommes pas parvenu avec sûreté. Après le stade des FIG. **45**, **46**, **47**, montrant, ainsi que nous l'avons dit, des tractus déjà

dédoublés dans les anses pachytènes, nous ne rencontrons que les aspects des FIG. **48, 49, 50**, qui pourraient passer pour montrer la progression du dédoublement longitudinal. C'est bien ainsi qu'il faut, semble-t-il, expliquer les FIG. **48** et **49**. Mais la FIG. **50** est plus malaisée à interpréter. Si elle paraît devoir se placer ici en raison de l'aspect en calotte de la masse chromatique et du stade où sont arrivées les cellules nourricières qui accompagnent l'ovocyte de cette FIG. **50**, il semble cependant bien difficile de voir dans ces filaments lâchement associés deux par deux la manifestation du dédoublement longitudinal, qui souvent est plus régulier que cela. Nous pensons donc que cette FIG. **50** doit se rapprocher plutôt des FIG. **39, 42**, précédant le stade pachytène.

Quoi qu'il en soit, l'existence dans l'ovogénèse du *Dytiscus*, avant le grand accroissement, d'un stade diplotène ou strepsitène typique, provenant d'un dédoublement longitudinal des anses pachytènes, ne peut laisser place à aucun doute. La FIG. **54** entre autres est d'une clarté remarquable.

Le *Dytiscus*, malgré les conditions toutes spéciales résultant de la présence d'une masse chromatique, ne se soustrait donc pas à ce qu'on pourrait considérer comme une loi de l'ovogénèse, nous voulons dire la présence d'un stade pachytène et souvent d'un stade diplotène avant le grand accroissement.

Il nous reste à discuter la valeur du stade que nous avons décrit comme précédant le stade pachytène et que nous avons désigné comme noyau « b », FIG. **40, 41, 42, 43, 44**. Dans les autres objets où on a décrit des dualités précédant le noyau pachytène, on observe d'autre part des noyaux leptotènes. Ceux-ci se reliant nettement d'une part aux noyaux quiescents et d'autre part aux noyaux à dualités, on peut conclure avec certitude que ces derniers doivent précéder les noyaux pachytènes et même qu'ils y conduisent. Ils montrent, d'après bon nombre d'auteurs, une conjugaison de filaments minces aboutissant à former les anses épaisses du noyau pachytène.

Dans le *Dytiscus*, nous ne sommes pas parvenu à relever les noyaux leptotènes et nous manquons donc du principal critérium de sériation pour cette étape. Aussi pourrait-on objecter que les noyaux « b », FIG. **40** à **44**, doivent suivre et non précéder le stade pachytène.

Nous sommes persuadé néanmoins que les noyaux « b » précèdent le stade pachytène, et notre conviction se base sur les trois critériums que nous avons développés plus haut : leur localisation dans le tube ovarique,

l'aspect de la masse chromatique et l'aspect des cellules nourricières. De plus, en n'admettant pas notre façon de voir, il faudrait rattacher directement le noyau pachytène de la FIG. **46** au noyau quiescent, ce qui nous paraît insoutenable.

Quant à trancher le point de savoir si le stade « b » représente une conjugaison ou si, — comme MEVES le prétend pour d'autres objets, — il représente une division longitudinale précoce, nous ne le pouvons pas. Seulement, comparant les images des FIG. **39-43** avec celles d'autres objets dans lesquels l'accolement nous paraît démontré, nous pouvons supposer que dans le *Dytiscus* aussi le stade « b » représente un accolement. Mais nous n'insistons pas sur ce point.

En résumé, nous sérions comme suit : noyau quiescent, — noyau à dualités, — noyau pachytène, — noyau diplotène. — Et nous insistons pour finir sur ce point capital : l'existence de ces deux derniers stades de l'« étape synaptique », avant le grand accroissement.

Rappelons ici, en confirmation de ce que nous venons de décrire, que SCHÆFER (07) observe, dans la spermatogénèse du *Dytiscus*, la même sériation que celle que nous avons adoptée et qu'il admet une conjugaison, deux par deux, des filaments minces. Les figures de l'auteur sont d'ailleurs tout à fait semblables aux nôtres.

IV. Zone de grand accroissement de l'ovocyte.

L'ovocyte a déjà pris un certain accroissement depuis la dernière cinèse différentielle. Mais c'est seulement après le stade diplotène qu'il va subir l'accroissement notable qui caractérise les ovocytes en général. Ce développement est ici extrêmement considérable et le noyau prend des dimensions énormes. Il suffit pour s'en convaincre de comparer les FIG. **50**, **52**, avec la FIG. **59**, en tenant compte que les premières sont dessinées à l'aide de l'oculaire 12, tandis que la dernière est dessinée avec l'oculaire 6 et que de plus elle est réduite au quart.

Chez beaucoup d'animaux, il apparaît dans le noyau de l'ovocyte, pendant le grand accroissement, un réseau plus ou moins développé, dont l'origine est discutée. Les chromosomes diplotènes persistent alors ou bien comme des travées maîtresses de ce réseau ou bien comme des formations plus ou moins indépendantes du réseau, éparpillées dans toute l'étendue de

celui-ci. Dans le *Dytiscus*, GIARDINA pense, nous l'avons vu, que le *peloton chromatique* se transforme lui-même en un réseau, qui devenant de moins en moins colorable, se répand dans la plus grande partie de la cavité nucléaire, tandis que la masse chromatique, après avoir d'abord pris l'aspect d'un réseau très développé, se restreint ensuite dans une petite plage du noyau et finit par s'unir au réseau formé par l'élément chromosomique.

Nous arrivons à des résultats très différents de ceux que nous venons de rappeler.

Il n'est pas possible, naturellement, de délimiter mathématiquement le moment où commence le grand accroissement. Deux phénomènes cependant nous paraissent en marquer l'origine, phénomènes qui peuvent être concomitants ou plus ou moins indépendants : c'est d'abord la fragmentation de la masse chromatique en des corps nucléolaires de plus en plus petits et d'autre part, une tendance des chromosomes strepsitènes à perdre leur aspect homogène et leurs contours lisses pour devenir, dans une certaine mesure, granuleux. C'est ce que l'on voit dans les FIG. **53**, **54** et **51**.

Suivons de plus près ces transformations des deux éléments. Les chromosomes, tout en demeurant nettement diplotènes, deviennent comme un peu moniliformes : on dirait que leur substance subit une certaine expansion, un certain gonflement, FIG. **51**, **54**.

En même temps, ils se trouvent de plus en plus ramassés en une ou deux plages du noyau, FIG. **55**, **56**, **57**, **58**, **59**, jusqu'à se trouver en un contact réciproque très intime, FIG. **57**, **58**, **59**. En ce moment, l'amas chromosomique plonge dans une sorte de cavité claire que n'envahit pas le réseau environnant.

Au début de ce ramassement, les chromosomes conservent, on ne peut plus nettement, leurs deux branches bien distinctes. Plus tard, lorsqu'ils sont plus ramassés, il est fort difficile de suivre les contours de chaque anse, cela est même impossible. Cependant, à de forts grossissements, on reconnaît encore sur les bords du magma les extrémités doubles des chromosomes, FIG. **60** (la partie supérieure du noyau de la FIG. **59** dessinée à un plus fort grossissement). Nous reviendrons bientôt sur les chromosomes.

Pendant ce temps, la masse chromatique se fragmente en tronçons, d'abord assez volumineux, FIG. **51**, puis en corps d'apparence nucléolaire, de plus en plus petits, FIG. **55**, **56**, **57**. (Nous trouvons d'ailleurs entre la FIG. **51** et la FIG. **55** toutes les transitions.) De plus, les régions du noyau où se trouvent rassemblés les groupes de corpuscules, FIG. **55**, montrent,

mélangée à ces derniers, une substance plus ou moins granuleuse, disposée en traînées lâches et irrégulières. Au fur et à mesure que les débris de la masse chromatique se fragmentent et se répandent dans le noyau, cette substance granuleuse irrégulière augmente, FIG. 56, 57. C'est l'envahissement de cette sorte de réseau qui refoule les chromosomes diplotènes dans une plage de plus en plus restreinte du noyau. Le mouvement de désagrégation de la masse chromatique se poursuivant par fragmentation progressive, ainsi que le montre la FIG. 57, elle se trouve enfin complétement émiettée et tout le noyau, sauf la plage des chromosomes, est rempli de traînées irrégulières, bossuées ou granuleuses, FIG. 58, 59, 60. Il paraît certain, d'après cela, que c'est ici la masse chromatique qui fournit le réseau qui remplit presque toute la vésicule germinative.

Revenons maintenant aux chromosomes. Pendant que le réseau issu de la masse chromatique se développe dans la cavité nucléaire agrandie, les chromosomes se ramassent de plus en plus, FIG. 59. Ne vont-ils pas finir par disparaître totalement, leur substance passant peut-être au réseau qui leur est extérieur, en sorte que ce serait ce réseau lui-même qui devrait, à la prochaine métaphase de maturation, fournir les chromosomes? Nous n'avons malheureusement pas pu poursuivre l'étude des ovocytes jusqu'au moment de la première cinèse de maturation. Celle-ci se passe en effet dans les œufs pondus, stade que nous n'avons pas pu observer. D'autre part, au moment de la ponte, le noyau est devenu extrêmement volumineux; les sections que nous avons faites les débite en un très grand nombre de coupes et on ne peut pas être assuré, en suivant toutes les coupes d'un même noyau, de retrouver l'amas chromosomique qui, en tout cas, ne peut y occuper qu'une très petite place. Seulement, en observant les ovocytes les plus grands, ceux qui vont quitter l'oviducte, on en rencontre toujours qui contiennent encore, au sein d'une sorte de petite vacuole creusée dans le réseau total, un petit amas chromosomique bien distinct. Cela suffit pour montrer que les chromosomes persistent au moins jusqu'au moment où les œufs quittent l'oviducte. Seraient-ils décomposés, plus tard, après leur sortie de l'oviducte? GIARDINA, pas plus que nous-même, n'a étudié les œufs pondus et par conséquent, nous n'avons aucune observation sur l'évolution ultérieure de l'ovocyte. Seulement nous devons dire d'abord que rien n'autorise à penser que les chromosomes finiraient par disparaître. Au contraire, le fait qu'ils ont été édifiés lentement par la prophase synaptique; le fait que, pendant l'accroissement, ils se trouvent ainsi confinés dans une zone du

noyau; le fait enfin que les œufs, au moment d'être pondus, conservent encore leurs chromosomes et que, d'autre part, une fois pondus, ils ne tarderont pas à subir leur maturation, nous forcent à penser que les chromosomes persistent individuels même après la ponte et deviennent les chromosomes de la première cinèse de maturation.

La comparaison avec d'autres objets nous fournira d'ailleurs bientôt une confirmation de cette manière de penser.

On voit que notre description de l'étape de l'accroissement de l'ovocyte est toute différente de celle de Giardina. Nos figures nous paraissent assez claires pour qu'il ne soit pas nécessaire de nous arrêter à leur comparaison avec celles de l'auteur italien.

Ces phénomènes de relégation des chromosomes dans une zone de la vésicule germinative, phénomènes qui, dans le *Dytiscus*, présentent une netteté remarquable, sont peut-être de nature à expliquer certaines descriptions concernant l'origine des chromosomes de la première cinèse de maturation.

On a décrit, dans plusieurs objets, l'origine des chromosomes du premier fuseau polaire aux dépens, soit d'un nucléole, soit d'une masse chromatique irrégulière existant en un pôle de la vésicule germinative.

La première hypothèse a été admise par Hartmann (02) pour l'*Asterias glacialis*, par Goldschmidt (02) pour le *Polystomum*, et, d'une façon un peu spéciale, par Guenther (03) pour divers échinodermes. La seconde interprétation, proposée déjà en 1895 par Wilson et Matthews pour l'*Asterias*, a été admise par Bryce (02) pour l'*Echinus*. Or, il faut le remarquer, ces auteurs n'ont pas étudié les stades qui précèdent le grand accroissement de l'ovocyte, ils n'ont pas observé l'étape synaptique et la formation des chromosomes diplotènes. Nous croyons pouvoir trouver dans nos observations sur le *Dytiscus* l'explication des aspects décrits par nos devanciers. Nous pensons qu'une étude des stades du début de l'ovogénèse montrerait que, dans ces objets aussi, une étape synaptique forme des chromosomes diplotènes ou, au moins, pachytènes; que ceux-ci sont ensuite refoulés par le réseau extrachromosomique en une petite plage du noyau et, comme dans le *Dytiscus*, tassés en un amas d'où ils se dégageront plus tard. Cet amas constituerait ce qui a été observé par Wilson-Matthews et par Bryce, et d'autre part correspondrait au moins en partie aux nucléoles des autres auteurs que nous avons cités. Il suffit de comparer notre amas chromosomique des fig. **59** et **60** avec l'amas chromosomique prophasique de la fig. 5

de Bryce pour se convaincre de la légitimité de ce rapprochement. Et ce qui nous confirme dans cette façon de voir, c'est que, d'après la description de Bryce, les chromosomes, dès leur séparation du sein de cette masse où ils sont englobés, possèdent leurs deux branches. Celles-ci ont donc dû apparaître plus tôt, c'est-à-dire au stade diplotène, avant le grand accroissement [1].

En même temps, cette analogie que nous croyons pouvoir établir entre ces différents objets et le *Dytiscus* nous confirme dans l'idée que l'amas chromosomique que nous avons trouvé dans l'ovocyte de notre animal au moment où il quitte le tube ovarique est réellement destiné à fournir les chromosomes du premier fuseau polaire. On pourrait dire que nos observations et celles de Bryce se complètent, bien qu'elles se rapportent à des objets si éloignés l'un de l'autre.

Signification de la « masse chromatique ».

Nous avons vu que la masse chromatique ne correspond pas à un « certain nombre de chromosomes ». Quelle est sa valeur?

Giardina considère la cinèse différentielle comme une répartition *qualitative* de la chromatine, faisant en sorte que l'ovocyte seul reçoive des représentants de tous les éléments chromatiques contenus dans l'ovogonie, les cellules nourricières n'en recevant qu'une certaine catégorie. Boveri y voit, ainsi que nous l'avons rappelé au début, une sorte de diminution chromosomique, partageant la chromatine de l'ovogonie en une portion somatique et une portion spécifique du « Keimbahn », celle-ci représentée par la « masse chromatique » et transmise tout entière à l'ovocyte.

Les faits que nous avons décrits nous semblent plaider pour une autre façon de voir. Mais nous ne faisons ici qu'émettre une *hypothèse*.

Rappelons d'abord qu'une fois apparue, la masse chromatique, — et ici nous n'avons fait que confirmer Giardina, — est transmise à travers quatre cinèses successives à l'ovocyte. Seulement, pendant le grand accroissement de l'ovocyte, contrairement à ce que décrit Giardina, la masse chromatique se fragmentant en nombreux corps d'aspect nucléolaire, fournit *tout le réseau qui remplit la cavité nucléaire*, les chromosomes diplotènes n'occupant

[1] Des recherches sont d'ailleurs commencées sur les échinodermes, au laboratoire de M. le Prof. Grégoire.

qu'une portion restreinte de l'aire du noyau. Par conséquent, la masse chromatique fournit, en somme, un réseau analogue à celui qui dans la plupart des œufs remplit la vésicule germinative, en dehors des chromosomes persistants.

Remarquons en second lieu que l'ovocyte du *Dytiscus*, ni pendant son étape synaptique, ni pendant son grand accroissement, ne possède, contrairement à la plupart des œufs, de véritable formation nucléolaire.

Notons en troisième lieu que les œufs du *Dytiscus* ont cela de particulier avec d'autres œufs d'insectes que, longtemps avant l'achèvement des cinèses de multiplication et avant le stade de grand accroissement, ils sont associés à des cellules nourricières spéciales. Par conséquent, les phénomènes de nutrition de l'œuf, qui, d'ailleurs attendent, pour se manifester, la fin des cinèses de multiplication semblent débuter ici beaucoup plus tôt. Et c'est précisément avec l'apparition de la première cellule nourricière que coïncide la formation de la masse chromatique.

Cela étant, ne pourrait-on pas homologuer la masse chromatique du *Dytiscus* et le réseau qui en résulte, soit aux nucléoles des autres œufs en accroissement, soit à la matière qui dans les autres œufs forme le réseau où plongent les chromosomes diplotènes persistants, soit à ces deux formations à la fois? Ne pourrait-on pas considérer ces trois formations, nucléoles de la vésicule germinative, réseau extrachromosomique de cette vésicule, masse chromatique du *Dytiscus*, comme jouant le même rôle ou comme résultant d'une même activité cellulaire? Généralement, on met l'apparition des nucléoles et du réseau de la vésicule germinative en relation avec les phénomènes nutritifs dont l'ovocyte est le siège. Ce serait une signification identique qu'il faudrait accorder à la masse chromatique du *Dytiscus*. L'apparition précoce de cette masse chromatique s'expliquerait par la précocité du début des phénomènes nutritifs eux-mêmes dans l'ovogénèse de cet animal. Et on comprendrait même que, les phénomènes nutritifs débutant parfois avant la cinèse différentielle, on puisse trouver dans les ovogonies des sortes de « masses chromatiques », FIG. 12, etc.

Peut-on dire d'après cela que la masse chromatique représente une partie de la chromatine des chromosomes ovogoniaux, leur *trophochromatine*? La réponse à cette question dépend de la façon dont prend naissance la matière réticulée qui donne la première origine à la masse chromatique. Et, à ce sujet, on pourrait faire deux hypothèses. Ou bien, il faut considérer le réseau nucléaire des ovogonies quiescentes comme formé uniquement

par les corps chromosomiques anastomosés, et alors il faudrait dire que la portion du réseau qui reste en arrière et donne la masse chromatique serait une partie des chromosomes eux-mêmes. Il faudrait alors, ainsi que le fait Boveri, rapprocher ce qui a lieu ici de ce qui se passe chez l'*Ascaris lumbricoides* et admettre que chaque territoire chromosomique du réseau ne reforme son chromosome qu'à l'aide seulement d'une partie de sa substance. Ou bien, seconde hypothèse, on pourrait penser que, dans le réseau nucléaire des ovogonies quiescentes, il y a une substance *extérieure* aux chromosomes eux-mêmes et qui s'est pour ainsi dire déposée entre eux; dans ce cas, la substance qui fournit la masse chromatique ne représenterait pas des portions de substance chromosomique et nous n'aurions pas à faire ici à un phénomène de diminution chromosomique.

Il est extrêmement difficile, on le comprendra, de trancher entre ces deux hypothèses.

Il nous suffira ici d'avoir indiqué les homologies que l'on peut proposer pour la masse chromatique. Mais, avant d'avoir repris, à ce point de vue, l'ovogénèse d'autres insectes, nous devons nous contenter d'une indication.

CONCLUSIONS.

1. L'ovogénèse du *Dytiscus* comporte, ainsi que l'a bien établi Giardina, une étape de quatre cinèses différentielles succédant aux cinèses ovogoniales et donnant un ovocyte accompagné de quinze cellules nourricières. La « masse chromatique », apparue à la première des quatre cinèses différentielles, est transmise tout entière à la cellule ovocyte seule.

2. Les chromosomes des cinèses différentielles se forment comme ceux des cinèses goniales par la concentration de certains tractus du réseau nucléaire. La masse chromatique se produit par la condensation d'une sorte de réseau qui persiste dans le noyau après l'édification des chromosomes. Cette masse ne représente pas un certain nombre des chromosomes reçus par la cellule et rien ne s'oppose ici à la persistance autonome des chromosomes.

3. Après la dernière cinèse différentielle et avant son grand accroissement, l'ovocyte, selon la loi générale de l'ovogénèse, passe par une *étape synaptique*. Celle-ci comporte d'une façon très nette des noyaux pachytènes et des noyaux diplotènes ou strepsitènes. Outre cela, on trouve des noyaux

montrant des filaments minces associés en dualités. Il est extrêmement probable qu'ils se placent avant le stade pachytène. Peut-être même correspondent-ils aux noyaux zygotènes.

4. Au début du grand accroissement de l'ovocyte, la masse chromatique se désorganise en un grand nombre de corps nucléolaires, qui graduellement donnent naissance à un réseau remplissant presque toute la cavité très grande du noyau. Les chromosomes diplotènes sont relégués dans une plage restreinte du noyau en un amas assez dense. Tout porte à penser qu'ils y persistent autonomes jusqu'à la première cinèse de maturation.

5. Peut-être faut-il mettre la masse chromatique en relation d'homologie avec les matières nucléolaires des autres œufs et avec la substance qui ailleurs donne le réseau extrachromosomique de la période de grand accroissement de l'ovocyte.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

Boveri : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns Jena, 1904.

Bryce : Maturation of the ovum in Echinus esculentus; Quat. Journ. mic. Sc., 1901.

Giardina : Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus; Intern. Monatsch. f. Anat. und Physiol., 1901.

» Sui primi stadii dell' oogenesi e principalmente sulla fase di sinapsi; Anatom. Anzeig., 1902.

Goldschmidt : Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung von Polystomum integerrimum; Z. f. wiss. Zool., 1902.

Grégoire : Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée; La Cellule, 1908.

Guenther : Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei; Zool. Jahrb., 1903.

Hartmann : Studien am thierischen Ei; Zool. Jahrb., 1902.

Schäfer : Die Spermatogenese von Dytiscus; Zool. Jahrb., 1907.

Wilson and Matthews : Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg; Journ. of Morph., 1895.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes les figures ont été dessinées par projection au niveau de la table au moyen du prisme à dessiner. Nous nous sommes servi pour les FIG. **1** *à* **53** *de la combinaison suivante : obj.* 1,30 ZEISS (*d. f.* 2 *mill.*) × *oc.* 12, *donnant un grossissement linéaire de* 1500 *L'échelle des* FIG. **54** *à* **57** *a été réduite à* 1/2. *L'échelle des* FIG. **58** *et* **59**, *dessinées avec l'ocul.* 6, *a été réduite à* 1/4. *La* FIG. **60** *a été dessinée à l'aide de la combinaison* 1,30, 2 *mm.* × 18.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Ovogonie au repos.

FIG. **2**, **3**, **4**. Quelques tractus du réseau nucléaire s'épaississent et s'isolent.

FIG. **5** et **7**. Les chromosomes sont distincts et individualisés, mais n'ont pas encore acquis leur forme régulière. Le noyau contient outre les chromosomes une portion extrachromosomique très apparente.

FIG. **6** et **8**. Les chromosomes ont acquis leur forme définitive, en dehors d'eux subsiste la portion extrachromosomique.

FIG. **9**. Outre les chromosomes achevés et la substance extrachromosomique, le noyau contient deux masses chromatiques se distinguant nettement des autres éléments du noyau.

FIG. **10**. Ovogonie en prophase : substance extrachromosomique ramassée en une seule plage.

FIG. **11**. Ovogonie en prophase avec préparation du fuseau.

FIG. **12**. Cinèse ovogoniale. Couronne équatoriale présentant mêlés aux chromosomes deux corpuscules chromatiques.

FIG. **13**. Anaphase et étirement du corpuscule chromatique.

FIG. **14**. Anaphase. Etirement très prononcé de deux granules chromatiques, un troisième granule s'est déjà segmenté et a fourni une portion à chaque pôle.

FIG. **15**. Anaphase. Deux granules se sont portés en entier vers un pôle, tandis qu'un troisième subit un étirement considérable.

FIG. **16**. Anaphase. Plusieurs granules chromatiques à chaque pôle.

FIG. **17** et **18**. Télophase.

FIG. **19**. Après la dernière cinèse ovogoniale, réapparition dans le noyau quiescent de tractus plus épais et plus chromatiques.

FIG. **20**. Les tractus s'individualisent et se condensent, en dehors d'eux subsiste une substance extrachromosomique réticulée, non chromatique.

FIG. **21**. Deux cellules-filles de la dernière cinèse ovogoniale, présentant le résidu fusorial. Les noyaux présentent, à côté de chromosomes formés, un réseau de substance extrachromosomique.

FIG. **22**. Le réseau extrachromosomique s'est ramassé en deux plages, à structure vaguement granuleuse, sans affinité pour les colorants chromatiques.

FIG. **23**. La structure granuleuse des masses extrachromosomiques est plus accentuée, et en même temps leur affinité pour les colorants chromatiques augmente.

FIG. **24**. Confluence des masses extrachromosomiques. En même temps qu'elles sont devenues tout à fait chromatiques, leur homogénéité augmente. Autour de la masse chromatique définitivement formée sont disséminés les chromosomes.

FIG. **25**. Prophase de la première cinèse différentielle. Masse chromatique achevée et chromosomes éparpillés.

FIG. **26**. Première cinèse différentielle.

a) Couronne équatoriale.

b) Télophase : la masse chromatique est intégralement transmise à l'une des cellules-filles.

FIG. **27**. Télophase de la première cinèse différentielle.

FIG. **28**. Le noyau en télophase se fusionne avec la vacuole qui contient la masse chromatique.

FIG. **29**. Repos après la première cinèse différentielle. Le noyau et la vacuole contenant la masse chromatique ne se sont pas encore fusionnés.

FIG. **30**. Prophase de la seconde division différentielle de la cellule-œuf et de la cellule nutritive.

FIG. **31**. Seconde cinèse différentielle. La masse chromatique entoure la plage équatoriale en demi-cercle.

FIG. **32**. Télophase de la seconde division différentielle.

FIG. **33**. Troisième division différentielle

FIG. **34**. Quatrième division différentielle. La cellule-œuf et les sept cellules nourricières sont en division.

FIG. **35**. Plaque équatoriale vue de champ, montrant la masse chromatique l'entourant complètement sous forme d'anneau.

FIG. **36**. Télophase de la dernière cinèse différentielle. Le paquet chromosomique entre en contact avec la vacuole qui contient la masse chromatique reformée en sphère.

FIG. **37**. Le paquet chromosomique se détend et se disperse en forme de réseau dans la vacuole.

PLANCHE II.

FIG. **38**. Ovocyte au repos. Réseau nucléaire.

FIG. **39**. Premiers aspects de noyau synaptène. Des filaments doubles se montrent éparpillés dans le noyau, ils présentent différents degrés de colorabilité vis-à-vis des colorants chromatiques.

FIG. **40**. Noyau synaptène présentant des filaments doubles plus ramassés et plus chromatiques.

FIG. **41-43**. Noyaux synaptènes présentant des anses chromatiques plus ou moins ramassées en un pôle du noyau, et montrant nettement les deux filaments constituants, parallèles ou enlacés.

FIG. **44** et **45**. Noyau pachytène.

FIG. **46**, **47**, **48**. Les anses se détendent; plusieurs tronçons montrent une « fente » longitudinale. La masse chromatique se retire en un pôle du noyau où elle se moule contre la membrane.

FIG. **49**. Dédoublement longitudinal.

FIG. **50**. Noyau à dualités; appartenance douteuse (page 221).

FIG. **51**, **52** et **53**. Noyaux diplotènes ou strepsitènes.

FIG. **54**. Deux moitiés d'une même cellule montrant dans le noyau les chromosomes diplotènes achevés et typiques.

FIG. **55**. Les chromosomes diplotènes persistent, éparpillés dans le noyau. La masse chromatique se fragmente en nombreux granules plongeant au sein d'un réseau extrachromosomique.

FIG. **56**. Les chromosomes se ramassent en une seule plage. Leurs branches constituantes sont encore très bien visibles; la fragmentation de la masse chromatique progresse.

FIG. **57**. Stade plus avancé.

FIG. **58**. L'amas chromosomique reste bien distinct du réseau nucléaire. Il présente une structure plus ou moins granuleuse, mais de nombreux tronçons chromosomiques sont encore nettement visibles. La masse chromatique se trouve éparpillée en réseau.

FIG. **59**. Même stade : la cellule-œuf ayant achevé son accroissement est énormément développée.

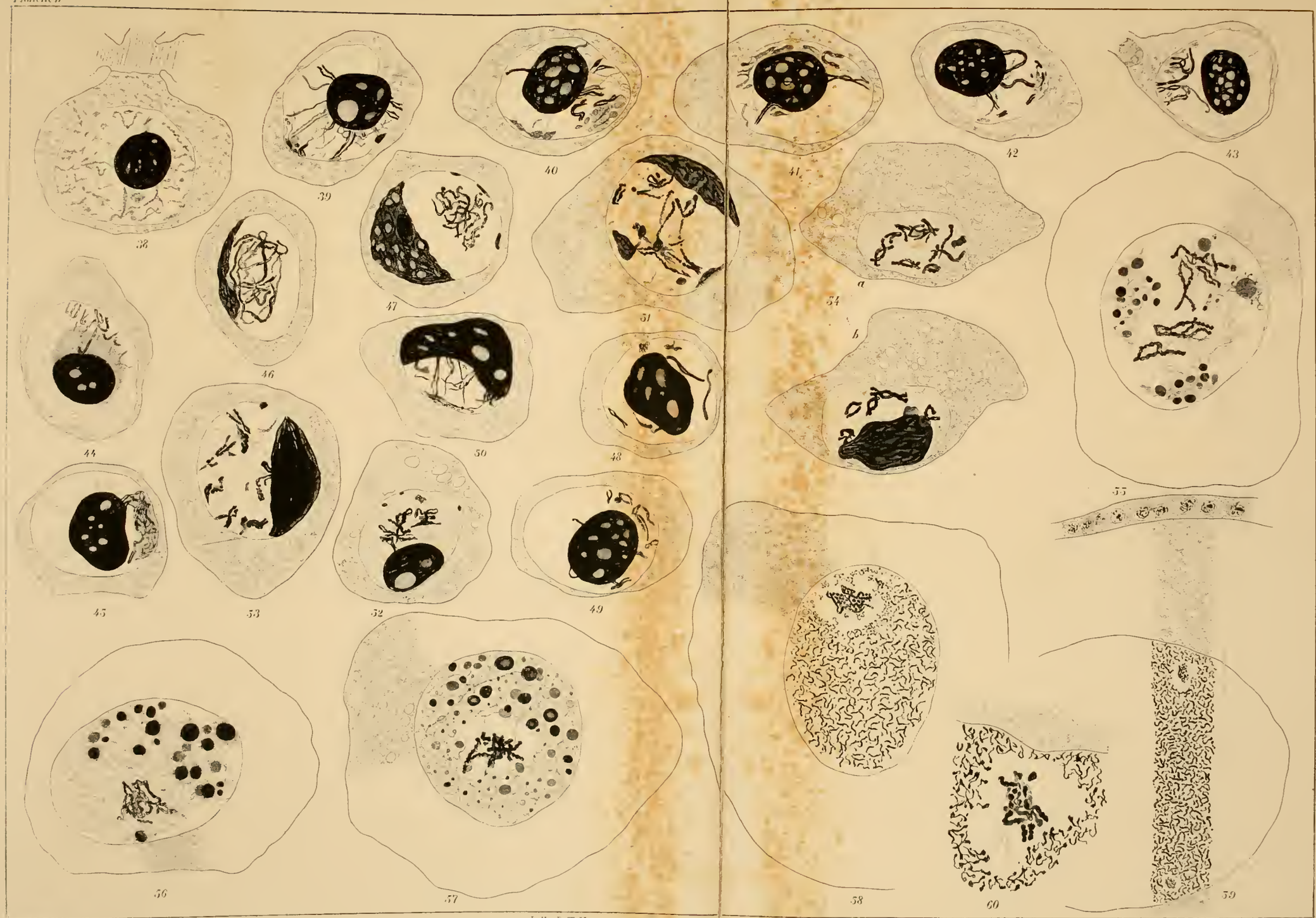
FIG. **60**. Le paquet chromosomique persistant dans la cellule-œuf de la FIG. **59**, vu à un plus fort grossissement (1,3 × 18).

Planche I

P. D[illegible] ad nat. del.

Lith. [illegible] Bruxs

[illegible] Sculp.



Lith. De Tollenaere Freres Brux

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXV

2d FASCICULE

I. La réduction dans le Zoogonus mirus Lss et le « Primärtypus », par Victor GRÉGOIRE.

II. Contribution à l'étude des neurofibrilles chez le Lombric, par J. KOWALSKI.

III. Recherches anatomiques sur le tube digestif des Sympodes, par Louis STAPPERS.

IV La théorie de la Chiasmatypie, par F A. JANSSENS.

V Contribution à l'histoire du développement des Crucifères, par René VANDENDRIES.

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1909

La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le „Primärtypus“

PAR

Victor GRÉGOIRE,

Professeur a l'Université de Louvain.

(Mémoire déposé le 23 mars 1909.)

La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le „Primärtypus".

Etat de la question.

Le cas du *Zoogonus* est extrêmement important, ainsi que va le montrer un rapide exposé de la discussion qu'il a soulevée.

En 1905, Goldschmidt décrivait, dans cet animal, un mode tout spécial de réduction numérique des chromosomes. Le *nombre normal*, d'après l'auteur, est égal à 10. A la prophase I [1], l'ovocyte ne montre aucune espèce de réduction numérique, pas même une réduction apparente. Les dix chromosomes se dédoublent, à la métaphase I, en des moitiés longitudinales. Tout se passe donc jusque là comme dans une cinèse somatique quelconque, l'ovocyte II ainsi que le polocyte I héritent chacun dix chromosomes-filles. A la métaphase II, au contraire, ces dix chromosomes, au lieu de subir encore une division longitudinale, se séparent en deux groupes : cinq vont au second polocyte, cinq demeurent dans l'œuf : ainsi s'effectue la réduction numérique. Ce type de „*postréduction sans pseudoréduction préalable*„ est la réalisation pour ainsi dire schématique de la conception énoncée théoriquement par Weismann en 1887. Aussi, Goldschmidt le désigna-t-il sous le nom de « *Primärtypus* ». Depuis lors, ce mode de réduction fut décrit dans divers Infusoires par Prandl, par Enriquès, par Popoff. Néanmoins, le *Zoogonus* demeure le principal appui du « *Primärtypus* ».

C'est à une conclusion toute différente qu'aboutirent, en 1908, A. et K. E. Schreiner, après avoir étudié les préparations de *Zoogonus* que

[1] Rappelons que nous désignons sous les noms de prophase I, métaphase I, métaphase II, etc, les différentes étapes des *deux cinèses de maturation*.

leur avait prêtées GOLDSCHMIDT. Les auteurs sont d'accord avec ce dernier pour admettre que la prophase I et la métaphase I comportent dix chromosomes; ou plutôt, renchérissant sur GOLDSCHMIDT, ils donnent comme nombre plus probable, pour cette cinèse, 11 ou 12 ou 13. Seulement ils se séparent de GOLDSCHMIDT en ce qui concerne la valeur du *nombre normal*. Ils pensent trouver, dans les cinèses somatiques, au moins 20 chromosomes, plus probablement 22 ou 24 ou 26. Ils en concluent que le nombre constaté à la première cinèse (10 ou 11 ou 12 ou 13) doit être considéré comme le nombre réduit. Et, en harmonie avec cette donnée, les auteurs décrivent aussi, à la métaphase II et à l'anaphase II, de 10 à 13 chromosomes.

Le *Zoogonus* réalise donc, d'après les SCHREINER, le type régulier de la maturation comportant dès la première prophase un nombre réduit de chromosomes. Il y a plus : les auteurs retrouvent dans la prophase, soit spermatocytaire, soit ovocytaire, tous les aspects de l'*étape synaptique* et ils y observent les indices d'une conjugaison parasyndétique des chromosomes somatiques, amenant la formation d'anses pachytènes en nombre réduit. Aussi rejettent-ils le *Primärtypus* et concluent-ils que le *Zoogonus* montre une *préréduction* précédée d'une *pseudoréduction*.

GOLDSCHMIDT ne laissa pas sans réponse le mémoire des SCHREINER. Dans une publication récente (08), il défend contre eux sa façon de voir. Avant tout, de ce que les SCHREINER sont d'accord avec lui pour admettre au moins 10 chromosomes à la prophase I et à la métaphase I, GOLDSCHMIDT déduit que, pour trancher la question de la pseudoréduction dans le *Zoogonus*, il suffit d'établir la véritable valeur du nombre normal. Or, ayant repris l'examen de ses préparations et observé entre autres toutes les cellules dessinées par ses contradicteurs, GOLDSCHMIDT maintient que le nombre normal est 10 (avec peut-être un second type caractérisé par le nombre 12) : il rejette par conséquent toute hypothèse d'une réduction quelconque des chromosomes à la première cinèse de maturation. L'auteur reprend néanmoins l'étude de cette cinèse et y retrouve non pas 11 ou 12 ou 13 chromosomes, mais seulement 10. GOLDSCHMIDT maintient donc pour le *Zoogonus* le « *Primärtypus* » tel qu'il l'a proposé en 1905.

Devant une si complète divergence de deux opinions fondées sur l'examen d'un même matériel, il est extrêmement intéressant d'essayer de trancher le débat et de voir si le *Zoogonus* justifie bien l'établissement d'un type spécial de réduction.

Mais il y a plus : l'intérêt qui s'attache à l'élucidation des phénomènes de réduction dans le *Zoogonus* déborde cet objet pour rejaillir sur tous les autres. Les SCHREINER, nous l'avons rappelé, ont décrit dans cet animal une étape synaptique absolument typique, tellement qu'ils ont conclu avec probabilité à la réalisation d'une conjugaison pseudoréductionnelle. Or, ainsi que le remarque justement GOLDSCHMIDT dans sa réponse aux auteurs norvégiens, si, d'un côté, le *Zoogonus* vérifie réellement le « *Primärtypus* » sans manifester aucune pseudoréduction et si, d'autre part, il montre les phases caractéristiques de l'étape synaptique, on est en droit de conclure que cette dernière étape, même dans les autres objets, ne peut pas avoir comme rôle d'effectuer une pseudoréduction quelle qu'elle soit. Entre autres, si le *Primärtypus* est bien réel dans cet objet, ce serait la condamnation définitive de la *pseudoréduction par conjugaison de filaments minces* au stade zygotène *parasyndèse* de HÆCKER, 07).

Nous avons, à plusieurs reprises, exprimé et essayé de justifier notre espoir d'arriver bientôt à l'unité dans la question de la réduction, non seulement en ce qui concerne le résultat définitif mais même en ce qui regarde la marche des phénomènes; d'autre part, nous sommes de plus en plus convaincu de la réalité de la conjugaison zygoténique ou parasyndétique. Aussi avons-nous été fort heureux lorsque M. GOLDSCHMIDT eut la très aimable pensée de nous envoyer, au mois de novembre dernier, toutes ses préparations de *Zoogonus* en y joignant même les « bonnes feuilles » du mémoire qu'il préparait en réponse à celui des SCHREINER, et de nous mettre ainsi à même de nous faire une opinion personnelle sur cet objet important. Nous en avons été d'autant plus heureux que, précisément en ce moment, nous achevions la seconde partie de notre travail de synthèse sur les cinèses de maturation.

—

Etant donnée la concordance de nos devanciers sur la valeur du nombre des chromosomes à la première cinèse de maturation, il pourrait paraître impossible d'arriver à une interprétation intermédiaire entre celles qu'ils proposent. Il semble qu'il n'y ait, pour trancher entre eux, qu'à décider d'un seul point, la valeur du *nombre normal*; or, pour ce dernier, deux alternatives seulement sont possibles, ou bien un nombre égal à celui des chromosomes de la première cinèse de maturation (GOLDSCHMIDT) ou bien un nombre double de celui-là (SCHREINER). Néanmoins, c'est à une interprétation en quelque sorte intermédiaire que nous avons été conduit, car

nous devons modifier les données numériques de nos devanciers non seulement pour la cinèse somatique, mais aussi pour la *première cinèse de maturation*.

Lorsque une longue étude des préparations de GOLDSCHMIDT eut formé notre conviction, nous en écrivimes à notre savant collègue de Munich, lui renvoyant en même temps ses préparations et lui indiquant les endroits qui nous paraissaient établir notre façon de voir. M. GOLDSCHMIDT nous répondit qu'après un nouvel examen et malgré certaines difficultés dont nous aurons à parler plus tard, il se voyait obligé de maintenir son interprétation primitive. Mais en même temps, il nous envoya une seconde fois ses préparations en nous autorisant à publier nos résultats. C'était mettre le comble à l'amabilité et au désintéressement scientifique. Aussi avons-nous exprimé *nos plus vifs remerciements* à notre savant collègue pour une aussi aimable et aussi généreuse façon de faire. Nous le prions de vouloir bien trouver ici, à nouveau, l'expression de toute notre reconnaissance.

Les *préparations* de GOLDSCHMIDT sont en partie des *préparations totales*, colorées soit au Boraxkarmin, soit par l'hématoxyline de DELAFIELD, en partie des *coupes*, colorées par la méthode de HEIDENHAIN. Nous aurons à faire ressortir plus tard les avantages et les inconvénients des deux méthodes.

Nos *dessins* ont été faits uniquement en vue de l'étude des chromosomes, nous avons négligé tout ce qui ne s'y rapporte pas. De plus, nous avons parfois déplacé les éléments dans notre dessin, afin de les rendre visibles. Nous indiquerons dans notre explication des figures tous les endroits que nous avons dessinés et aussi les endroits où se trouvent des aspects confirmant ceux que nous avons reproduits.

Ajoutons un mot sur nos *méthodes d'observation*. Nous nous sommes servi pour toute cette étude d'un excellent objectif apochromatique ZEISS d'ouverture numérique 1,40 et de distance focale 2 mm. et de l'oc. comp. 12. Comme source d'éclairage, nous employons une lampe au pétrole de SWIFT munie d'un « aplanatic bull's eye condenser » de BAKER, à Londres. De plus, notre microscope est muni d'un condensateur holoscopique de WATSON. Nous nous sommes ainsi placé dans les meilleures conditions de travail. Les préparations totales, malgré ces dispositions, ne supportent que l'oculaire 12 et non pas l'oculaire 18. Les grossissements que nous obtenons (1500) sont d'ailleurs supérieurs à ceux que produisent les combinaisons employées par nos devanciers : objectif 1,5 avec l'oculaire 8 (1334).

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Nombre normal des chromosomes.

La première chose dont nous ayons à nous occuper est d'établir la vraie valeur du nombre normal. Elle nous sera révélée d'abord par l'étude des *cinèses somatiques*, — en comprenant sous ce nom toutes les cinèses autres que les deux « cinèses de maturation », par conséquent les cinèses de segmentation, les cinèses des tissus, les cinèses goniales, — et en second lieu par l'étude du *nombre réduit* lui-même, en nous limitant pour le moment à l'anaphase II (stade où le nombre est certainement réduit de l'avis de tout le monde), au noyau spermatique et aux pronuclei.

Disons dès le début que nos résultats ne concordent pas avec ceux de nos devanciers. Goldschmidt, rappelons-le, trouve dix chromosomes comme nombre normal, tandis que les Schreiner élèvent ce nombre jusqu'à 20 ou 22 ou 24 ou 26. Nous trouvons pour notre part le nombre 12, et ainsi nous nous rapprochons beaucoup plus de Goldschmidt que des Schreiner; cela d'autant plus que Goldschmidt lui-même, dans son second mémoire, admet, en se basant sur les données de l'anaphase II, la possibilité de l'existence de deux types, l'un à dix chromosomes, l'autre à douze chromosomes. Aussi devrons-nous, sur ce point, nous rallier à certaines critiques que Goldschmidt a faites des données des Schreiner.

Mais avant tout, nous devons exprimer certaines réserves. Nous avons étudié aussi bien les préparations totales que les préparations coupées. Les *préparations totales* offrent le grand avantage de garantir l'intégrité des cellules et des chromosomes. Seulement, le procédé lui-même ne permettant pas un montage parfait, il en résulte un certain manque de netteté dans les préparations. Les *coupes*, d'autre part, sont plus claires; seulement elles présentent un double inconvénient : d'abord, les chromosomes sont généralement coupés eux-mêmes; or, il est extrêmement difficile de reconstituer une vue intégrale des cellules en superposant les dessins des coupes; nous l'avons essayé maintes fois, mais presque toujours sans succès et sans parvenir à lever tous les doutes. De plus, la coloration elle-même, par le noir de Heidenhain, est de nature à empâter parfois certains points et il arrive que l'on se demande par exemple si l'on a affaire à deux chromosomes dont les extrémités se touchent ou si l'on se trouve au contraire

devant la courbure d'un chromosome unique. Aussi, tout bien compté, nous attribuons une plus grande valeur aux données que nous a fournies l'étude des préparations totales; ce sont elles surtout qui basent notre conviction.

Ce que nous venons de dire fera comprendre que, parfois, nous éprouvons une certaine hésitation dans nos numérations et, si nous voulions exprimer nos résultats en y comprenant tous les cas, *même les plus douteux*, nous dirions que le nombre normal est compris entre 10 et 14 et que le nombre réduit est 5, 6 ou 7. Seulement, en ne tenant compte que des cas bien clairs, nous devons dire que le nombre normal est 12 et le nombre réduit 6. Remarquons d'ailleurs que l'approximation que nous venons d'énoncer suffirait pour trancher le point en litige, c'est-à-dire pour savoir si le nombre réduit apparaît dès la première cinèse de maturation [1].

1. *Cinèses somatiques.*

Les FIG. **1**, **2**, **3**, **4** et **5** sont empruntées à des préparations totales. Elles montrent donc des figures cinétiques entières. De plus, elles représentent des segmentations du début et par conséquent elles offrent une plus grande garantie de contenir le nombre normal complet.

Avant tout, on constatera aisément que le nombre n'y est pas de 20 ou plus, mais se maintient non loin de 10. Nous aurons tantôt à revenir sur les figures qui ont été dessinées par les SCHREINER pour appuyer leur manière de voir. Pour le moment, nous allons, en comparant nos figures avec celles de GOLDSCHMIDT, voir si le nombre est 10 ou bien 12.

Les FIG. **1** et **2** représentent des métaphases qui n'ont pas été dessinées par nos devanciers. Elles appartiennent à un embryon de 8 cellules et à un embryon de 2 cellules, pour autant qu'on puisse en juger. Nous y comptons 12 chromosomes de différentes longueurs. Certains d'entre eux montrent nettement la division longitudinale. Il est assez difficile de dire s'il existe des couples de chromosomes de même longueur. On remarquera l'amincissement des chromosomes vers l'extrémité par laquelle ils s'insèrent au fuseau et de plus on notera le petit renflement qui se produit souvent au point d'insertion.

La FIG. **3** correspond à la fig. 10 de GOLDSCHMIDT (08) (micromère d'un

[1] Notons aussi qu'il n'est pas impossible que le nombre ne se montre pas tout à fait constant. Il pourrait, dans les segmentations avancées et dans les cinèses des tissus, montrer certaines variantes irrégulières, soit en moins, soit en plus. Ces variantes sont connues ailleurs.

embryon de 3 cellules). Notre collègue de Munich y voit dix chromosomes seulement. Nous pensons que GOLDSCHMIDT a indûment uni les chromosomes que nous avons désignés par les chiffres 3 et 4 et les chromosomes 1 et 2 (nous avons déplacé légèrement dans notre dessin le chromosome 1). Les chromosomes 3 et 4 sont certainement distincts, car ils possèdent tous deux leur *renflement d'insertion*. Les chromosomes 1 et 2 à leur tour sont distincts l'un de l'autre, car ils sont situés dans deux plans nettement différents et possèdent aussi tous deux la terminaison d'insertion. Nous arrivons donc, sans hésitation, à 12 chromosomes.

La FIG. **4** (embryon de 6 cellules) correspond à la fig. 16 de GOLDSCHMIDT. Les divergences entre la figure de notre collègue et la nôtre sont d'abord que GOLDSCHMIDT unit par une boucle les chromosomes 5 et 6; que, de plus, il unit 4 et 1, 2 et 3. La première liaison nous paraît impossible à admettre, nous n'en voyons aucune trace dans la préparation. La liaison entre 2 et 3 nous semble elle aussi difficile à admettre, car l'un et l'autre de ces chromosomes paraissent, ainsi que le montre le dessin, posséder une petite courbure en hameçon. L'union entre 4 et 1 n'est pas aussi contredite par l'aspect de la préparation, mais elle pourra peut-être paraître difficile à concevoir. Nous arriverions ainsi à 13 chromosomes, mais avec des réserves.

La FIG. **5** (première segmentation) correspond à la Textfigur I de GOLDSCHMIDT [1]. Nous y comptons nettement 12 chromosomes [2]. Notre collègue a indûment uni 1 et 2 et de plus paraît avoir omis de représenter le chromosome 3.

Les FIG. **6**, **7**, **8**, **9**, **11** sont empruntées à des coupes.

La FIG. **6** correspond à la fig. 23 des SCHREINER et à la fig. 20*b* de GOLDSCHMIDT. La préparation est intensément colorée par l'hématoxyline et il y a plusieurs endroits où nous ne pouvons trancher le point de savoir si nous sommes en présence d'un chromosome unique recourbé ou bien de deux chromosomes distincts rapprochés par une de leurs extrémités. Tel est le cas, entre autres, pour les formations 1, 2 et 3 [3]. Nous estimons donc que cette cellule n'est pas apte à nous renseigner sur le nombre précis des

---

(1) Notre figure est renversée par rapport à celle de GOLDSCHMIDT.

(2) Un des chromosomes de gauche a été représenté dans une teinte trop pâle. On le discerne néanmoins facilement.

(3) Nous avons d'ailleurs peut-être un peu exagéré dans le chromosome 3 l'apparente solution de continuité qui se trouve au sommet.

chromosomes. Le lecteur néanmoins constatera aisément les divergences entre notre dessin et ceux de nos devanciers. Il constatera que le nombre n'est pas de 20, mais qu'il est supérieur à 10.

La FIG. 11 (fig. 22 des SCHREINER et fig. 17*b* de GOLDSCHMIDT, première segmentation) nous laisse aussi un peu perplexe. GOLDSCHMIDT a raison de ne pas y voir 20 chromosomes, mais il s'en trouve certainement plus de 10. Nous pensons que l'auteur a indûment uni 1 et 2. En manœuvrant la vis micrométrique, on se rend compte que le chromosome 1 passe au-dessus du chromosome 2. D'autre part, GOLDSCHMIDT unit 3 et 4 par une courbure. Or, nous croyons voir nettement que 4 s'insère au fuseau par son extrémité inférieure, puisqu'on voit celle-ci attachée à une fibre fusoriale. Enfin nous ne trouvons pas non plus la liaison entre 5 et 6 telle que la dessine GOLDSCHMIDT. D'après cela nous compterions 13 chromosomes. Mais nous devons ajouter que la partie supérieure de la figure n'est pas facile à bien analyser, précisément encore à cause de l'intensité de la coloration de HEIDENHAIN et en tenant compte que la cellule se trouve dans une préparation coupée. Aussi ne serions-nous pas loin d'admettre que 6 se prolonge par 3. En tous cas, le nombre, certainement bien inférieur à 20, est supérieur à 10 et est probablement 12.

La FIG. 9 représente une cinèse spermatogoniale et la FIG. 8 une cinèse ectodermique. La première montre nettement 12 chromosomes et la seconde au minimum 12 et au maximum 13 ou 14.

Telles sont les données que nous recueillons : on voit que, dans les cas clairs, le nombre est 12 et que les données fournies par les cas douteux ne s'écartent guère de ce nombre.

Les cinèses somatiques que représentent nos figures ne sont pas les seules que nous ayons observées. Nous avons tenu à revoir toutes ou du moins la plupart des cinèses qui ont été dessinées par nos devanciers. Or, elles n'ébranlent pas les données que nous venons de rappeler.

Les cinèses des fig. 24, 25, 26, des SCHREINER sont assez difficiles à déchiffrer. La première entre autres montre des chromosomes trop entamés par le rasoir et nous ne sommes pas parvenu à reconstituer l'ensemble. Dans la fig. 25, nous n'arrivons qu'aux environs de 12 et dans la fig. 27 nous ne comptons que 14 (ou au maximum 16). En ce qui concerne la fig. 26, nous pensons avec GOLDSCHMIDT qu'il s'agit d'un début d'anaphase vu obliquement.

D'autre part, pour la cinèse de la fig. 22 de GOLDSCHMIDT, nous arrivons à 12 chromosomes : l'anse de la partie inférieure droite de la figure de l'auteur est, en réalité, formée de deux chromosomes distincts; de plus, au-dessus de ces deux chromosomes se trouve un élément que GOLDSCHMIDT n'a pas dessiné.

Dans sa fig. 21, GOLDSCHMIDT voit un œuf dispermique en métaphase de seconde segmentation. Il compte, au centre, les dix chromosomes de l'œuf attachés à un fuseau principal et, sur le côté, les 5 chromosomes d'un spermatozoïde surnuméraire, fixés sur un petit fuseau accessoire. Telle n'est pas notre interprétation. La partie centrale est certainement bien représentée par GOLDSCHMIDT (nous avons cru inutile de la reproduire); mais nous expliquons différemment la portion latérale qu'il prend pour des chromosomes spermatiques. Nous l'avons représentée dans notre FIG. 7. Nous y voyons deux chromosomes analogues à ceux de la partie centrale de la figure de GOLDSCHMIDT, formés, comme ces derniers, de deux moitiés longitudinales. Outre cela, le fuseau porte deux petits corps superposés l'un à l'autre et qui pourraient représenter, au maximum, un petit ou mieux un très petit chromosome en début d'anaphase. Toute la portion latérale de la fig. 21 de GOLDSCHMIDT ne peut donc correspondre, au maximum, qu'à trois chromosomes. Aussi ne peut-on pas l'interpréter comme un spermatozoïde surnuméraire. Il faut plutôt admettre que l'œuf dont nous parlons subit une cinèse irrégulière comportant les 12 (ou 13) chromosomes normaux répartis sur un fuseau quadripolaire, à deux pôles principaux et à deux pôles secondaires. Et cela est confirmé par le fait qu'un des 10 chromosomes du centre (le chromosome X de GOLDSCHMIDT) se trouve rattaché, non pas, comme ses voisins, aux deux pôles principaux, mais à un pôle principal et à un pôle secondaire, circonstance que GOLDSCHMIDT a d'ailleurs bien observée.

Nous avons aussi retrouvé les images correspondantes aux fig. 5 et 8 de GOLDSCHMIDT, mais nous n'arrivons pas à les déchiffrer d'une façon qui nous donne quelque certitude.

Quant aux figures d'*anaphase somatique, vues de face*, que GOLDSCHMIDT a dessinées, une chose y est claire, c'est que le nombre n'est pas de 20, mais nous ne pouvons pas arriver à savoir s'il est de 10 ou de 12.

Ajoutons pour finir que les figures que nous avons dessinées représentent *les cas les plus clairs que nous avons rencontrés* dans les préparations totales ou coupées et c'est pourquoi nous leur attribuons une valeur décisive.

2. *Anaphase* II *dans l'ovocyte.*

Si nous examinons maintenant les aspects d'anaphase II, FIG. **25** et **30**, nous noterons avant tout qu'elles contredisent les données des SCHREINER concernant la valeur du nombre réduit. Il ne s'y trouve pas, à chaque pôle, 10, 11, 12 ou 13 chromosomes, mais seulement 6. GOLDSCHMIDT y compte typiquement 5 chromosomes, mais c'est ici qu'il entrevoit la possibilité de deux types, l'un à nombre normal 10, l'autre à nombre normal 12. De fait, il est parfois difficile de se prononcer sur le nombre exact, mais nous trouvons certainement des cas montrant 6 chromosomes.

La FIG. **25** vient d'une préparation totale, nous y comptons aisément 6 chromosomes à chaque pôle, parmi lesquels un plus petit occupant le sommet de la figure cinétique (à droite, en haut, les chromosomes spermatiques).

La FIG. **30** *a*, *b*, *c*, *d*, se rapporte à la cellule que GOLDSCHMIDT a dessinée dans sa figure 2 et qui se trouve dans une préparation coupée. Un des pôles de l'anaphase II de l'ovocyte se trouve complétement dans la FIG. **30***a*, le second pôle se trouve dans les FIG. **30** *c* et *d*, les chromosomes spermatiques dans les FIG. **30** *a* et *b*. Dans la FIG. **30** *a*, nous comptons 6 chromosomes anaphasiques. Ce qui nous sépare de GOLDSCHMIDT, c'est que l'auteur ne fait qu'un chromosome avec les deux éléments situés vers le haut dans notre dessin. A part cela, nous voyons, d'accord avec GOLDSCHMIDT, trois chromosomes allongés et un quatrième élément placé transversalement, au sommet de la figure. En ce qui concerne le second pôle, FIG. **30** *c* et *d*, GOLDSCHMIDT pense que le tronçon chromosomique de la FIG. **30***d* doit réunir les chromosomes que nous avons désignés par 1 et 2 dans la FIG. **30***c*. Or, cela est impossible étant donnée la position qu'occupe le tronçon de la FIG. **30***d* [1]. Il se trouve en effet sur le prolongement du chromosome 2 et lui appartient. Il possède d'ailleurs le renflement terminal d'insertion. Le second pôle de l'anaphase comprend donc aussi six chromosomes.

Nous reviendrons ailleurs sur les chromosomes spermatiques de cette figure.

La fig. 4 de GOLDSCHMIDT montre encore une seconde anaphase, mais elle est fort difficile à recomposer d'après les sections. Néanmoins, il s'y trouve certainement plus de 5 chromosomes.

---

[1] Nos figures 30 *c* et *d* sont orientées de la même façon que les images dans les coupes.

Les SCHREINER dessinent dans leur fig. 18 une métaphase II, où ils comptent au moins dix chromosomes longitudinalement dédoublés et dans leur fig. 19 une anaphase II montrant, à chaque pôle, au moins 10 chromosomes-filles. Seulement nous ne pourrons discuter la première de ces figures que lorsque nous aurons parlé de la métaphase II et de l'intercinèse; quant à la seconde, comme elle a été rapportée par GOLDSCHMIDT à l'anaphase I, nous devrons aussi remettre à plus tard son interprétation.

3. *Chromosomes spermatiques.*

GOLDSCHMIDT a montré, dans son travail de 1905, que, pendant que se produit la seconde cinèse de maturation de l'ovocyte, le spermatozoïde, avant de passer à l'état de pronucleus, donne d'abord des chromosomes de la même forme que ceux de l'anaphase II de l'ovocyte. On pourrait donc trouver à ce moment des renseignements concernant la valeur du nombre réduit. Seulement, les chromosomes ainsi fournis par le spermatozoïde sont toujours assez tassés les uns contre les autres et leur numération est loin d'être aisée. Nous avons observé assez bien de cas de ce stade, dans les préparations totales surtout, FIG. **25**, **26**, **27**, **28**, **29**, mais sans pouvoir arriver à un dénombrement qui nous satisfit. GOLDSCHMIDT en représente deux cas empruntés à des préparations coupées. L'un, celui de sa fig. 2, est représenté dans notre FIG. **30** *a* et *b*. Dans la coupe correspondante à notre FIG. *b*, GOLDSCHMIDT compte seulement trois chromosomes spermatiques, nous voyons au contraire 3 chromosomes en bâtonnet et un quatrième en V. D'autre part, la FIG. **30***a* montre, outre un tronçon, deux chromosomes en bâtonnets dont les extrémités sont superposées l'une à l'autre. Donc, au total, 6 chromosomes.

Dans sa fig. 3, GOLDSCHMIDT compte encore 5 chromosomes spermatiques. Nous n'avons pas pu, pour notre compte, arriver à un résultat satisfaisant. Mais les terminaisons d'anses sont plus nombreuses que ne le dessine l'auteur, sans toutefois pouvoir correspondre à plus de six chromosomes.

4. *Pronuclei.*

Il arrive qu'un *pronucleus* donne ses chromosomes avant son voisin. C'est le cas pour notre FIG. **31**, empruntée à une préparation totale. Nous y comptons clairement 6 chromosomes, tout formés, tandis que l'autre pronucleus est seulement en train d'organiser les siens. Cette figure est très démonstrative.

Mais ici se présente la figure discutée entre les SCHREINER (fig. 20 *a* et *b*) et GOLDSCHMIDT (fig. 18 *a* et *b*) et que nous avons dessinée nous-même, FIG. 32 *a* et *b*. Les chromosomes du pronucleus mâle sont déjà tout formés et reconnaissables à leurs contours lisses. Les SCHREINER en comptent dix ou onze, GOLDSCHMIDT cinq seulement. Nous avouons que ces images ne sont pas faciles à interpréter. Nous avons voulu reconstituer la cellule en superposant les dessins des deux coupes successives. Nous ne sommes pas parvenu à le faire d'une manière satisfaisante.

Dans l'élément que nous avons désigné par 5, les SCHREINER comptent deux chromosomes. Nous croyons voir la continuité entre l'anse principale et le petit crochet redressé et nous pensons avec GOLDSCHMIDT qu'il n'y a là qu'un chromosome. Au-dessus de ce chromosome 5 se trouve une anse assez recourbée que les SCHREINER décomposent en trois chromosomes, GOLDSCHMIDT n'y voyant qu'un seul ou peut-être deux éléments. Nous pensons que, de fait, toute la portion supérieure ne forme qu'un seul chromosome. La partie que nous avons désignée par 4 paraît séparée du reste par une fente assez profonde et lui est rattachée seulement par une portion mince. Seulement, nos essais de superposition nous ont montré que peut-être l'un des petits tronçons chromosomiques de la partie droite de la FIG. 32*a* doit venir s'intercaler ici de façon à opérer la réunion. L'autre des deux petits tronçons de la FIG. 32*a* paraît appartenir au contraire au chromosome 5 de la FIG. 32*b*. Cela ferait donc jusqu'ici deux chromosomes. On trouve ensuite, dans la FIG. 32*b*, un long élément qui est un chromosome indépendant. Le petit élément, désigné par 3, ne semble pas avoir été considéré par GOLDSCHMIDT comme un chromosome spermatique. Peut-être n'a-t-il pas cette valeur, il est cependant bien lisse de contour, pour pouvoir représenter un tronçon des anses longues du pronucleus femelle. Si cet élément 3 est réellement un élément spermatique, il faut reconnaître qu'il constitue un chromosome indépendant et complet.

Il reste maintenant, dans la FIG. 32*a*, les éléments désignés par 1 et 2. Dans le premier, les SCHREINER voient deux chromosomes, GOLDSCHMIDT un seul chromosome recourbé. Nous devons avouer qu'il nous a été impossible de décider quelle est la valeur de la petite branche qui surmonte le long élément en anse. Est-ce un chromosome indépendant ou un simple prolongement du chromosome unique, comme le veut GOLDSCHMIDT? nous ne le savons pas. Quant à l'élément 2, il est clairement unique et indépendant. Seulement, est-ce un vrai chromosome? Il ressemble si notable-

ment à certains Dotterkerne, — à celui par exemple que GOLDSCHMIDT dessine fidèlement dans sa fig. 21, — qu'on pourrait éprouver de l'hésitation.

Avec les réserves que nous avons exprimées, nous arrivons donc à 6 ou 7 chromosomes. Seulement, on le voit, nous demeurons extrêmement hésitant sur l'interprétation de cette figure. Heureusement, les renseignements fournis par la préparation totale de notre FIG. 31 ne laissent place à aucun doute sur le nombre 6 des chromosomes de chaque pronucleus ; et c'est d'autre part la donnée qui s'accorde avec tout ce que nous ont appris les autres sources d'information.

Nous avons, dans les pages précédentes, étudié presque tous les aspects qui, dans le matériel à notre disposition, permettent de se renseigner sur la valeur du nombre normal et du nombre réduit dans le *Zoogonus*. Malgré certaines difficultés et certaines hésitations, on voit qu'en ne tenant compte que des cas clairs, nous sommes forcé de considérer 12 comme le nombre normal et 6 comme le nombre réduit pour cette espèce.

Hâtons-nous d'ajouter que la véritable valeur du nombre normal et du nombre réduit va se trouver encore confirmée par ce que nous allons dire maintenant des cinèses de maturation elles-mêmes.

II. Les cinèses de maturation à partir de la diacinèse.

Telles étant nos conclusions touchant le nombre normal des chromosomes, la question : pseudoréduction ou *Primärtypus?* serait vidée pour le *Zoogonus* si, d'autre part, nous devions admettre les données, communes à GOLDSCHMIDT et aux SCHREINER, concernant le nombre des « chromosomes » de la première cinèse de maturation. Cela d'autant plus que les SCHREINER, renchérissant sur GOLDSCHMIDT, admettent 11 ou 12 ou 13 chromosomes à la première cinèse, valeurs qui se rapprochent encore davantage du nombre normal que nous observons. Si ces données étaient exactes, nous devrions conclure à l'absence de pseudoréduction et à la réalisation du *Primärtypus*. Mais nous allons voir que nous devons modifier les données numériques de nos devanciers même là où ils sont d'accord et nous allons trouver, *dès la première cinèse*, le nombre réduit.

A. Première cinèse.

En ce qui concerne la première cinèse, nous avons pu observer des aspects très clairs non seulement dans l'ovogénèse, mais aussi dans la spermatogénèse. Nous décrirons en même temps les deux genèses pour les appuyer l'une par l'autre. Tout le monde en effet admettra certainement, — et Goldschmidt lui-même le concède et s'en autorise, — que les phénomènes sont essentiellement identiques dans les deux cas et entre autres que si la spermatogénèse comporte une pseudoréduction, il doit en être de même de l'ovogénèse. Cela est fondé sur les données concordantes de toute la littérature pour tous les autres objets et, dans le cas spécial du *Zoogonus*, cela est confirmé par le fait que les images caractéristiques de la maturation se retrouvent identiques dans la spermatogénèse et dans l'ovogénèse, comme nous allons le voir.

1. *Ovogénèse.*

Nous rencontrons en tout, tant dans les préparations totales que dans les coupes, quinze cas de diacinèse ou de métaphase I. Il est probable que l'un ou l'autre cas nous a échappé, mais nous sommes certain d'avoir observé la plus grande majorité des œufs présentant ces stades. Les huit cas du matériel non coupé sont clairs et concordants : ils renseignent six chromosomes. Dans le matériel coupé, cinq cas sont clairement en faveur du nombre six, deux autres sont douteux.

Commençons par les préparations totales auxquelles nous attachons une grande importance.

La fig. 17 montre les « chromosomes » au moment où ils s'insèrent au fuseau. On y reconnaît les aspects classiques pour ce stade, des « chromosomes » formés de *deux branches*. Nous avons une certaine difficulté à analyser la partie centrale de la figure, mais il est sûr qu'il s'y trouve deux et pas plus de deux chromosomes et il en résulte pour l'ensemble le nombre 6.

Goldschmidt nous a signalé, par correspondance, un autre cas de ce stade, dans un endroit que l'on trouvera mentionné à l'explication des figures. L'auteur y trouve 10 chromosomes. De fait, à première vue, on croit voir plus de six chromosomes. Mais, en y regardant de plus près, on s'aperçoit qu'il n'y a que six éléments que l'on puisse, *par leurs contours bien définis*, reconnaître pour des chromosomes authentiques. Les autres parties colorées qui semblent en imposer pour des chromosomes ne sont autre chose qu'un Dotterkern, sur lequel se projettent les vrais chromo-

somes. On s'en convainc en constatant l'aspect irrégulier et granuleux de ces parties.

Les FIG. **12**, **13** *a* et *b*, **16** représentent la *métaphase* I, dans des préparations totales. Dans toutes, on voit à côté de la figure cinétique le volumineux noyau spermatique, presque homogène. Notons avant tout que les « chromosomes » présentent les formes classiques de cette étape : deux branches, parallèles ou croisées, parfois des boucles, et souvent cette forme spéciale de la première métaphase de maturation que CARNOY appelait les chromosomes en *oiseaux* : les parties déjà en voie de migration vers les pôles sont étirées, amincies et terminées du côté polaire par un petit renflement. Le chromosome présente ainsi la forme d'une tige mince, renflée aux deux bouts et portant en son milieu les deux branches, orientées plus ou moins perpendiculairement à l'axe de la figure.

Dans la FIG. **12**, on compte nettement six chromosomes. Dans la FIG. **13***a*, on voit cinq chromosomes; nous avons représenté, FIG. **13***b*, le sixième chromosome qui, dans la préparation, se trouve caché sous le chromosome de gauche en haut de la FIG. **13***a*. Dans la FIG. **16**, on compte encore six chromosomes. Celui que nous avons désigné par le chiffre 1 est inséré par son milieu, et la partie située à droite du point d'insertion remonte vers le spectateur, donnant l'illusion d'un chromosome distinct.

Outre ces trois figures, nous avons encore rencontré dans le matériel non coupé trois autres cas de métaphase I ; tous trois, bien que moins clairs que ceux que nous avons dessinés, montrent cependant au maximum six chromosomes. On les trouvera mentionnés dans l'explication des figures, en même temps que les autres.

Dans le *matériel coupé*, nous rencontrons au total un cas de diacinèse et six cas de métaphase I. Cinq métaphases sont claires, la sixième métaphase et la diacinèse offrent une certaine difficulté d'interprétation.

La FIG. **22** *a* et *b* montre deux coupes d'un même ovocyte, coupé obliquement à l'axe du fuseau. Les chromosomes, insérés au fuseau dans le voisinage du volumineux noyau spermatique, sont nettement au nombre de 6.

Les FIG. **18***a*, **18***b*, **18***c*, sont encore les trois coupes d'un même ovocyte en métaphase. Les deux premières contiennent tous les chromosomes : la FIG. **18***a* en montre cinq, la FIG. **18***b* un seul et des corpuscules qui sont évidemment des tronçons des chromosomes de la FIG. **18***a* : au total donc,

six chromosomes. La FIG. **18***c*, représentant la troisième coupe de ce même ovocyte, est fort intéressante : elle montre nettement dans son centre les sections des *filaments fusoriaux* d'attache; or, on n'en compte que six; il y a bien à côté, vers la droite en haut, un granule noir que l'on pourrait à première vue prendre pour un filament fusorial coupé, mais il n'en est rien. On reconnaît les vrais filaments fusoriaux à ce qu'on peut *les poursuivre* en manœuvrant la vis micrométrique, ce qui n'est pas le cas pour le granule latéral; et il en est de même pour le petit granule plus pâle qui se trouve à droite des filaments fusoriaux. Cette figure est vraiment *très démonstrative.*

La FIG. **24** représente un troisième ovocyte : il contient au maximum six chromosomes et le spermatozoïde. La formation de droite, en bas, pourrait passer, à première vue, pour un chromosome unique. Mais nous y trouvons deux filaments fusoriaux d'attache.

On remarquera encore dans les ovocytes coupés des FIG. **18**, **22** et **24**, aussi bien que dans les préparations totales, les *formes classiques* des chromosomes de la première cinèse de maturation.

Outre les trois cas que nous venons de décrire, on trouvera encore mentionnés dans l'explication des figures deux autres ovocytes, — situés dans des préparations coupées, — où l'on ne compte certainement pas plus de six chromosomes.

Notons encore que de l'examen des préparations totales aussi bien que des préparations coupées il ressort que la première cinèse, contrairement à ce que pense BONNEVIE pour le *Nereis*, sépare dans chaque chromosome les deux branches constitutives.

Nous devrions parler maintenant des deux cas douteux, — une diacinèse et une métaphase I, — auxquels nous avons fait allusion plus haut, mais nous préférons décrire d'abord les images si claires et si démonstratives de la spermatogénèse.

2. *Spermatogénèse.*

Dans les *préparations totales*, nous rencontrons bon nombre d'exemples de diacinèse et de métaphase I (ainsi d'ailleurs que de tous les autres stades de la prophase, comme nous le verrons plus loin).

Les FIG. **33** et **34** montrent les formes caractéristiques du commencement de la diacinèse ou mieux de la fin du stade strepsitène. Dans la cavité nucléaire sont contenus des chromosomes formés de deux branches encore

longues, parallèles, entrelacées, croisées ou divergentes. Ces figures pourraient appartenir, pour ainsi dire, à n'importe quel animal ou à n'importe quelle plante. Ce sont les images qui partout caractérisent ce stade [1]. Or, nous comptons 6 chromosomes.

Un peu plus tard, les chromosomes étant en train de se raccourcir et de s'épaissir, FIG. **35**, **36**, **37**, on en trouve encore nettement 6, constitués toujours de leurs deux branches diversement disposées.

Enfin, à la métaphase I, les chromosomes, bien que souvent assez indéchiffrables par suite de leur étroit rapprochement sur le fuseau, apparaissent cependant parfois avec toute la netteté désirable. C'est le cas pour la FIG. **39**, où ils sont clairement au nombre de six et où ils montrent de plus toutes les formes caractéristiques de cette étape, particulièrement les formes en « oiseau » dont nous avons parlé à propos de l'ovogénèse, les portions polaires des chromosomes-filles étant effilées et renflées à leur extrémité.

Ajoutons que, dans les nombreux cas de diacinèse et de métaphase I moins faciles à analyser que ceux dont nous venons de parler, s'il arrive que l'on hésite entre le nombre 5 et le nombre 6, du moins il est toujours certain que le nombre réel n'est pas supérieur à 6. Toutes les préparations, même les plus difficiles à analyser, sont donc concordantes en faveur de ce nombre.

Dans le *matériel coupé*, nous rencontrons aussi assez bien de cas de première cinèse spermatocytaire. Les figures de diacinèse sont moins faciles à déchiffrer, au point de vue du nombre des chromosomes, que celles des préparations totales, par suite des sections introduites par le rasoir et aussi parce que la coloration intense par l'hématoxyline de HEIDENHAIN empêche souvent de distinguer les chromosomes aussi nettement que dans la coloration par le DELAFIELD. Mais on y retrouve très clairement les formes caractéristiques des chromosomes strepsitènes et diacinétiques telles qu'elles ont été dessinées par les SCHREINER. Or, le nombre ne s'y élève certainement pas au-dessus de six.

Les figures de métaphase I sont aussi souvent indéchiffrables, mais nous avons rencontré quelques cas très clairs : l'un d'eux est représenté dans la FIG. **38** : les chromosomes, de forme classique, sont au nombre de 6.

[1] Aussi ne peut-on confondre ces aspects avec ceux des spermatides géantes dont parle GOLDSCHMIDT.

Ajoutons ici encore que les figures plus difficiles à analyser ne comptent certainement pas plus de 6 chromosomes.

D'après ces données, il *n'y a aucun doute* que le spermatocyte possède, à la prophase I et à la métaphase I, seulement *6 chromosomes.*

3. *Deux cas difficiles à interpréter.*

Il nous reste à examiner les deux aspects plus difficiles à interpréter dont nous avons fait mention plus haut. Ce sont deux ovocytes qui ont été dessinés par les Schreiner et dont l'un a été dessiné à nouveau par Goldschmidt.

Il s'agit d'abord d'une diacinèse dans un noyau débité en trois coupes par le rasoir, fig. **19** *a*, *b*, *c* (figure 14 des Schreiner, Textfigur II de Goldschmidt). Les Schreiner y comptent au moins 11 chromosomes et même probablement 12 ou 13; Goldschmidt en voit 10. Nous ne dissimulons pas que ces aspects présentent une certaine difficulté d'interprétation. Cependant, nous ne pouvons nous résigner à admettre ici une contradiction essentielle avec les données si claires que nous avons recueillies plus haut sur la métaphase ovocytaire et spermatocytaire ainsi que sur la prophase spermatocytaire. D'autre part, chose importante à noter, les difficultés d'interprétation tiennent principalement à l'*imparfaite déshydratation* de la préparation, qui se montre très voilée : les contours des formations, même chromatiques, se devinent plutôt qu'ils ne se voient.

Analysons de plus près les aspects. Nous ne trouvons au total que *9 formations* plus ou moins chromatophiles plongeant dans le réseau achromatique qui remplit la cavité de la vésicule germinative. Les deux formations qui se trouvent dans la fig. **19***a* sont deux chromosomes indubitables, reconnaissables à leurs formes classiques. Seulement ici déjà une divergence nous sépare des Schreiner : Goldschmidt a déjà fait remarquer que ces auteurs ont indûment dessiné un troisième chromosome plus petit, accolé à la pointe inférieure du chromosome de droite. Nous devons donner raison à Goldschmidt : ce qui paraît être un chromosome indépendant n'est qu'une courbure du grand chromosome. — Dans la fig. **19***b*, nous voyons deux chromosomes indubitables et outre cela un corps assez petit, désigné par le chiffre 1. Les Schreiner et Goldschmidt voient, dans ce dernier, un chromosome complet. Nous ne sommes pas de cet avis. Goldschmidt dépeint ce corps comme un chromosome vu par sa tranche et s'enfonçant dans la coupe. Nous le voyons au contraire présenter peu de profondeur,

trop peu pour qu'il puisse constituer un chromosome complet. Ce ne peut être qu'un tronçon de chromosome ou un corps nucléolaire analogue à ceux dont nous allons parler. Pour trancher la question, nous avons essayé de superposer les dessins des trois coupes, mais nous n'y arrivons pas d'une façon satisfaisante, à cause des dimensions différentes des cellules et des noyaux dans les différentes coupes. Toutefois, le corps dont nous parlons semble devoir se rattacher au chromosome de gauche de la FIG. 19*a*; sinon, il constitue un corps nucléolaire.

Dans la FIG. 19*c*, GOLDSCHMIDT voit cinq chromosomes, trois vers la droite et deux dans la formation de gauche désignée par 2. Les SCHREINER prennent pour un seul chromosome cette formation de gauche, 2; mais, à droite, ils semblent trouver 4 éléments en donnant la valeur d'un chromosome au corps assez pâle et granuleux que nous avons représenté près des chromosomes et que les auteurs dessinent d'une façon plus homogène.

C'est surtout cette FIG. 19*c* qui est difficile à analyser, à cause du montage imparfait de la préparation. Voici toutefois ce qui nous paraît plus probable. Les deux formations en forme de X dans la partie supérieure du noyau appartiennent certainement à des chromosomes, seulement nous n'avons pas pu, par nos essais de superposition, trancher le point de savoir s'il s'agit bien là de chromosomes complets; cela semble vrai pour la plus longue de ces deux formations, mais la plus courte, celle de droite, n'est peut-être qu'un tronçon de chromosome.

Le corps 3 est pris par nos devanciers pour un chromosome complet; nous ne sommes pas convaincu que telle soit bien sa valeur : on pourrait le prendre pour un nucléole, car on n'y reconnaît pas nettement les deux branches constitutives des chromosomes à ce stade. Le corps pâle granuleux qui se trouve à gauche de la formation 3 n'est certainement pas un chromosome. Reste la formation 2. Notons d'abord que GOLDSCHMIDT la représente d'une façon défectueuse : l'auteur en fait *deux chromosomes* à deux branches placées parallèlement au grand axe de notre figure. Nous ne pouvons y voir, d'accord avec les SCHREINER, qu'une *seule formation*, dans laquelle il n'y a certainement pas deux chromosomes. Mais nous n'arrivons pas à analyser cette structure d'une façon satisfaisante : on pourrait peut-être y distinguer, vers sa terminaison gauche, deux portions marginales plus chromatiques (nous en avons, dans le dessin, exagéré la netteté, pour mieux faire saisir notre description), mais cela demeure bien vague dans la préparation. Ce corps en tout cas ressemble très fort à certains nucléoles que nous allons décrire et c'est cette valeur que nous lui attribuons.

En résumé donc : il n'y a, dans ce noyau litigieux, que 9 formations chromatophiles; l'une (FIG 19*b*, 1) est trop restreinte pour être un chromosome complet et doit s'interpréter comme un fragment de chromosome ou comme un nucléole. Des huit autres, deux peuvent passer tout aussi bien pour des nucléoles que pour des chromosomes (*c*, 2 et 3).

Il n'y a donc qu'un point qui pourrait s'opposer à faire voir ici seulement six chromosomes véritables, c'est que cette interprétation nous oblige à admettre la présence de plusieurs corps nucléolaires. Aussi avons-nous voulu étudier les formations nucléolaires de la vésicule germinative au moment où s'édifient les chromosomes. Seulement, nous n'avons vu de cette étape qu'un seul cas, celui que les SCHREINER représentent dans leur figure 13 (précédant d'assez peu le stade de notre FIG. 19) et dont notre FIG. 21 montre une coupe. Or, nous y voyons une forte masse nucléolaire, FIG. 21, vivement teintée par l'hématoxyline de HEIDENHAIN, et cette masse, chose remarquable, présente des contours qui rappellent plus ou moins des formes chromosomiques et la font ressembler d'autre part à la formation 2 de notre FIG. 19. C'est d'ailleurs bien d'une masse nucléolaire qu'il s'agit ici et non pas de chromosomes, puisque, d'abord, nous observons à côté de cette masse les chromosomes sous forme de cordons ou même, ainsi que dans la figure 13 des SCHREINER, sous forme d'anses diplotènes et que d'ailleurs, ainsi que les SCHREINER l'ont bien décrit, les anses chromosomiques persistent dans la vésicule germinative sous forme de cordons.

Nous avons, outre cela, observé bon nombre de noyaux à un stade antérieur, dans lesquels on trouve nettement, à côté des chromosomes, non seulement une, mais même plusieurs masses nucléolaires affectant encore une fois des aspects de terminaison chromosomique. C'est le cas pour la FIG. 20 qui montre, à côté d'un ruban chromosomique, trois masses nucléolaires de cette espèce.

Nous nous croyons donc autorisé à interpréter dans la FIG. 19 quelques chromosomes apparents, ceux précisément qui ne possèdent pas une forme chromosomique nette, comme des masses nucléolaires.

Le second cas douteux est représenté dans nos FIG. 23*a*, 23*b*, 23*c*, les deux premières correspondant à la figure 15 *a* et *b* des SCHREINER. Dans la coupe que représente notre FIG. 23*a*, ces auteurs voient sept chromosomes; ils trouvent un chromosome et un tronçon (outre le grand spermatozoïde) dans notre FIG. 23*b* et un autre chromosome encore dans notre FIG. 23*c*. Voici comment nous pensons devoir interpréter ces images.

D'abord, la FIG. 23*c* montre, à notre avis, non pas un chromosome, mais un *spermatozoïde*. En effet, le corps chromatique en question ne possède pas la forme caractéristique des chromosomes au stade où nous sommes arrivé (couronne équatoriale), nous voulons dire qu'il ne montre pas les deux branches entrelacées que l'on retrouve par exemple dans les chromosomes authentiques de la FIG. 23*a*. Le corps homogène, allongé et effilé que contient la FIG. 23*c* possède au contraire tout à fait la forme que montre souvent le spermatozoïde, par exemple dans la figure 16*a* de GOLDSCHMIDT (05).

Dans la FIG. 23*b*, le petit tronçon, qui croise le second spermatozoïde et qui d'ailleurs est très mal défini dans la préparation, ne peut pas être un chromosome, mais ne peut représenter qu'un tronçon du premier spermatozoïde de la FIG. 23*c* ou bien un élément étranger à la figure chromatique. — Outre cela, cette figure contient un chromosome authentique à côté du spermatozoïde.

Reste la FIG. 23*a*, où les SCHREINER comptent sept chromosomes. Mais nous pensons que les auteurs ont indûment découpé en trois chromosomes la formation 1; nous n'y trouvons qu'un seul chromosome, long, recourbé et attaché au fuseau en « insertion médiane », ainsi que le montre le dessin. En second lieu, le petit corps qui se trouve sur le côté gauche ne pourrait être, au maximum, qu'un *tronçon* de chromosome appartenant au chromosome de la FIG. 23*b*. Et ainsi nous ne trouvons dans cette FIG. 23*a* que cinq chromosomes, ce qui, avec le chromosome de la FIG. 23*b*, donne les six chromosomes réguliers. Et on voit que ce second cas, un peu difficile à première vue, rentre cependant assez aisément dans la règle.

On comprendra maintenant que les *deux seuls cas* qui puissent faire difficulté ne sont pas de nature à ébranler notre conclusion, basée sur des aspects plus clairs et de loin plus nombreux, puisqu'ils représentent *tous les autres cas de prophase et de métaphase* I rencontrés dans le matériel, aussi bien pour la spermatogénèse que pour l'ovogénèse.

4. *Anaphase* I.

Il nous reste encore à examiner un stade qui, d'après les données de nos devanciers, serait de nature à nous embarrasser considérablement, nous voulons parler de l'anaphase I. Les SCHREINER en représentent un cas dans leur figure 16. D'autre part, leur figure 19, qu'ils interprètent comme une anaphase II, est prise par GOLDSCHMIDT pour une anaphase I. Or, dans ces deux cas, on voit nettement plus de six chromosomes, on en voit dix ou

plus. Et, par conséquent, qu'il s'agisse d'anaphase I ou d'anaphase II, ces données contredisent les nôtres.

Nous pensons que ces figures ne représentent pas l'anaphase I, ni non plus l'anaphase II, mais des *cinèses de segmentation*.

La première d'abord ne montre pas le centrosome « hakenförmig » qui, ainsi que l'a décrit Goldschmidt, caractérise la première cinèse de maturation, mais bien un centrosome sphérique. De plus, et surtout, cette figure est, non pas une anaphase, mais une *métaphase*, et une métaphase de segmentation. Le centrosome d'abord est à un niveau bien différent de celui où gisent les chromosomes. De plus, ceux-ci sont nettement dédoublés de la façon dont sont divisés les chromosomes métaphasiques dans les cinèses de segmentation. Enfin, s'il s'agissait d'une anaphase, nous devrions trouver dans les coupes successives une figure correspondant à celle-là. Or, nous n'avons rien rencontré de pareil.

En ce qui concerne la seconde figure, le motif pour l'attribuer à une cinèse de maturation réside dans la présence, décrite par nos devanciers, d'un spermatozoïde en train de se transformer. Or, remarquons d'abord que ce soi-disant spermatozoïde est situé tout à la surface de l'œuf et qu'il n'est pas plongé dans son intérieur; que, de plus, les chromosomes qu'il montre sont contenus dans une membrane générale très nette. D'autre part, dans une seconde coupe du même ovocyte, fig. 15, nous trouvons un corps écrasé et fort chromatique qui correspondrait parfaitement au premier polocyte. Enfin, le centrosome n'est pas « hakenförmig », comme le décrit Goldschmidt; il est, comme les centrosomes de segmentation, de forme sphérique, fig. 14.

Cela étant, nous considérons le soi-disant spermatozoïde décrit par nos devanciers comme représentant le *second polocyte*, placé à la surface de l'œuf et nous prenons cette figure pour une cinèse de segmentation.

Nous ne pouvons donc pas considérer les deux figures dont nous venons de parler comme des anaphases de maturation, et nous devons dire que, malgré nos recherches, nous n'avons trouvé aucun stade d'anaphase I dans les préparations. C'est un des points pour l'étude desquels nous désirerions un plus ample matériel.

B. Intercinèse et seconde cinèse.

Pour ces stades aussi, nous retrouvons, dans le *Zoogonus*, contrairement à nos devanciers, les aspects caractéristiques que l'on rencontre dans

les autres objets, et nous devrons donner, pour cette étape encore, une interprétation toute différente à la fois de celle de GOLDSCHMIDT et de celle des SCHREINER.

Il est nécessaire de rappeler d'abord que, dans beaucoup d'objets, les chromosomes de l'intercinèse et de la métaphase II sont constitués de deux branches (les moitiés produites par la division longitudinale de l'anaphase I) et que celles-ci montrent souvent une *assez grande indépendance* : elles sont croisées ou même très divergentes.

Nous reproduisons ici, parce que leur comparaison avec le *Zoogonus* va devenir extrêmement intéressante, des aspects de ces stades, pris dans différents organismes [1].

FIG. A. Chromosomes de l'intercinèse dans le *Podophyllum peltatum* (STRASBURGER, 00).

FIG B. Métaphase II dans le *Lilium speciosum* (GRÉGOIRE, 99).

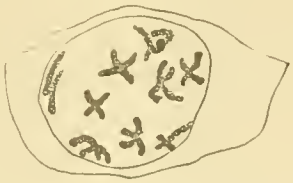


FIG C. Chromosomes de la prophase II dans le *Desmognathus*, spermatogénèse (KINGSBURY, 02).

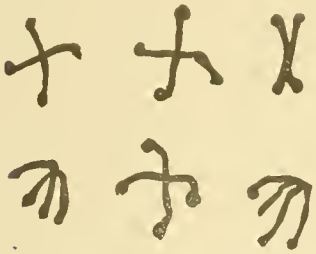


FIG. D. Chromosomes de la prophase II dans l'ovocyte de *Ilyodrilus* (VEJDOVSKY et MRAZEK, 03).

FIG. E. Chromosomes de l'intercinèse et métaphase II dans *Aplysia*, ovogénèse (JANSSENS et ELRINGTON, 04).

Venons-en au *Zoogonus*. Dans le matériel non coupé, nous observons *six cas* d'intercinèse ou de métaphase II. Quatre d'entre eux sont représentés

[1] On pourrait citer bien d'autres exemples encore. Les SCHREINER en montrent eux-mêmes de très beaux dans l'*Enteroxenos*. Rappelons que HAECKER a insisté beaucoup sur ces formes de l'intercinèse.

dans les FIG. 26, 27, 28, 29. On les reconnaît pour des intercinèses ou pour des cinèses II à la présence des chromosomes spermatiques nettement individualisés. On observe parfois deux noyaux spermatiques, FIG. 29 ; la FIG. 28 montre, outre les chromosomes spermatiques (à gauche), le premier polocyte (à droite, en haut).

Or, deux choses sont frappantes dans ces figures : d'abord, on reconnaît nettement des *chromosomes à deux branches, absolument semblables* à ceux que nous venons de reproduire pour d'autres objets fort divers. Il est parfois difficile, étant donné que nous avons affaire à des préparations totales, de délimiter de façon indiscutable les branches des chromosomes, mais néanmoins les « paires » sont très frappantes, surtout par leur analogie avec celles que l'on connaît ailleurs [1].

Une seconde chose est claire, c'est qu'il y a ici *six chromosomes* à deux branches.

On pourra peut-être objecter que les branches de nos chromosomes montrent une bien grande indépendance. A cela nous répondrons qu'il en est de même pour les indubitables chromosomes à deux branches observés dans les autres intercinèses et que nous reproduisons plus haut.

Outre les quatre cas, représentés par nos figures, nous avons rencontré deux autres exemples de ce stade. Sans pouvoir y compter avec précision les chromosomes, nous y constatons néanmoins clairement la présence de chromosomes dédoublés.

Mais nous rencontrons encore ici des difficultés dans les descriptions de nos devanciers. La plus sérieuse provient de la cellule que GOLDSCHMIDT représente dans sa fig. 3. L'auteur y voit une anaphase II, reconnaissable à la présence des chromosomes spermatiques déjà individualisés. Or, il semble impossible d'y trouver des chromosomes doubles : au contraire, on croit y observer dix ou douze chromosomes simples *indépendants les uns des autres*. C'est d'ailleurs sur cette figure que GOLDSCHMIDT s'appuie pour établir sa thèse que la seconde cinèse comporte le partage en deux groupes anaphasiques de dix chromosomes demeurés jusque là indépendants.

Cette figure, nous l'avouons, est assez difficile à interpréter et soulève plusieurs questions.

Peut-on d'abord la considérer, avec GOLDSCHMIDT, comme une seconde cinèse? Nous ne parvenons pas à nous convaincre qu'il en est bien ainsi :

[1] Nous avons, dans nos figures, exagéré un peu la netteté de certaines allures des chromosomes. Nous l'avons fait à dessein, dans le but de permettre plus aisément le contrôle de notre interprétation à ceux qui étudieront les préparations de GOLDSCHMIDT.

les chromosomes sont si longs pour appartenir à la seconde cinèse et ils sont si ressemblants aux longs chromosomes des pronuclei, ceux de notre FIG. **32**, par exemple, que l'on serait tenté de voir ici une première segmentation. Il est vrai que, pour admettre cette interprétation, il resterait à expliquer la présence de cette formation que GOLDSCHMIDT, dans sa fig. 3, prend pour le spermatozoïde. Mais on pourrait d'abord la considérer comme un second spermatozoïde, — notre FIG. **29** montre deux spermatozoïdes et GOLDSCHMIDT, dans son travail de 1905, mentionne même des cas de trispermie, — ou bien on pourrait y voir le second polocyte. Néanmoins, nous ne disons cela que pour faire ressortir que l'appartenance de cette figure nous demeure douteuse.

En admettant maintenant avec GOLDSCHMIDT qu'elle appartient réellement à la seconde cinèse, nous y verrions, non pas avec l'auteur une seconde *anaphase*, montrant déjà les chromosomes en migration vers les pôles, mais plutôt la fin de l'intercinèse ou si l'on veut la mise au fuseau des chromosomes de la seconde cinèse. Cela étant, nous ferions remarquer que la section du rasoir a fort entamé cette figure, difficile encore une fois à reconstituer, et que par conséquent, on ne peut y trouver un motif de rejeter les enseignements beaucoup plus clairs fournis par les préparations totales dont nous venons de parler. En outre, nous ajouterons qu'il est possible de trouver des paires même dans les éléments que montre la figure de GOLDSCHMIDT. C'est le cas pour les deux éléments inférieurs de la fig. 3*a*, pour les deux éléments inférieurs de la fig. 3*b* et pour les deux éléments du côté gauche de cette figure, dont l'un paraît devoir se continuer avec un tronçon gauche de la fig. 3*a*.

Une autre figure fait difficulté à notre interprétation de la seconde cinèse, nous voulons dire la figure 18 des SCHREINER, dans laquelle les auteurs et, avec eux, GOLDSCHMIDT voient une métaphase II. Or, on y compte au moins 10 chromosomes *isolés*. Cette figure sert d'argument aux SCHREINER pour admettre que le nombre réduit est 10 ou plus et à GOLDSCHMIDT pour admettre que le nombre n'est pas encore réduit à la seconde métaphase. Nous avons reproduit cette cellule dans notre FIG. **10***a* et outre cela deux détails dans notre FIG. **10***b*. Encore une fois nous devons considérer cette cellule comme subissant non pas la seconde cinèse de maturation, mais une cinèse de segmentation. Ce qui nous le prouve, c'est la différence entre cette figure et d'autre part nos FIG. **26**, **27**, **28**, **29**, appartenant celles-là indubitablement à la seconde cinèse. D'autre part, la formation, qui dans la FIG. **10***a* se trouve à côté du fuseau (vers le haut de la figure) et que nos devanciers interprètent

comme le spermatozoïde, ne nous paraît pas avoir cette valeur. D'abord Goldschmidt a tort, à notre avis, de trouver dans cette formation des « Chromatinfäden die ganz frei im Plasma liegen ». Nous y observons, au contraire, une structure fort irrégulière, des tractus d'épaisseur variable, vacuolisés, granuleux, rattachés les uns aux autres en un réseau. A vrai dire, nous voyons là une formation plus irrégulière encore que celle qu'ont dessinée les Schreiner et *elle ressemble extrêmement à beaucoup de Dotterkerne*. De plus, en suivant les autres coupes de la même cellule, nous trouvons, *correspondant à cette formation*, des corps très irréguliers, fig. 10*b*, appartenant sûrement à des Dotterkerne. Aussi voyons-nous dans le spermatozoïde apparent de la fig. 10*a* un simple Dotterkern et nous considérons la figure elle-même comme une segmentation. Il est bien vrai que nous ne sommes pas parvenu à déceler les polocytes, mais nous n'en trouvons pas non plus dans la fig. 32 *a* et *b*, qui représente cependant certainement une première segmentation et d'autre part, cette raison, si elle était valide, atteindrait aussi nos devanciers, qui voient dans cette figure une seconde cinèse.

Aussi ne pouvons-nous douter que l'intercinèse et la métaphase II du *Zoogonus*, ainsi que le montrent les préparations totales, ne comportent *six chromosomes à deux branches*, c'est-à-dire *le nombre réduit de chromosomes dédoublés*, d'accord en cela avec tant d'autres objets, on pourrait dire avec tous ceux qui ont été étudiés à ce point de vue.

Et nous tenons à insister encore d'abord sur la *parfaite ressemblance* du *Zoogonus* avec les autres objets et ensuite sur cette considération que, étant donnés les renseignements si clairs de la première cinèse dans l'ovogénèse et dans la spermatogénèse, l'interprétation que nous venons de donner de la seconde cinèse est la seule possible à concevoir.

Il nous reste à dire un mot de l'*anaphase II*. La fig. 25, dont nous avons déjà parlé à une autre occasion, montre, comparée aux fig. 26-29, que la seconde cinèse sépare les deux branches constitutives de chaque chromosome.

Quelle est maintenant la valeur des deux branches qui constituent les chromosomes de l'intercinèse et de la seconde cinèse? Il nous manque, pour répondre à cette question, les aspects de l'anaphase I. Néanmoins, étant donnée la ressemblance des formes chromosomiques observées ici avec celles que l'on connait dans tous les objets où est établi le schéma hétéroho-

méotypique (V. Grégoire 1905), nous ne doutons pas qu'ici aussi les deux branches des chromosomes II ne soient le résultat d'une division longitudinale manifestée par les « chromosomes-filles » I pendant l'anaphase.

Notons, en terminant cette partie, que les données numériques fournies par l'étude des cinèses de maturation complètent et corroborent celles que nous avaient enseignées les cinèses somatiques. *Ces deux séries de données sont concordantes* et l'accord est tel qu'il permet de négliger les quelques difficultés offertes par certains cas.

III. Résumé. Non-réalité du Primärtypus. La pseudo-réduction et la préréduction dans le Zoogonus.

1. *Résumé.*

Les faits que nous avons établis jusqu'ici peuvent se résumer dans les traits suivants.

A en juger par l'examen des cas les plus clairs et en groupant les renseignements fournis à la fois par l'étude des cinèses de maturation et par l'étude des cinèses somatiques, il faut admettre que, dans le *Zoogonus*, le nombre normal est 12 et le nombre réduit 6. A la diacinèse, le spermatocyte I et l'ovocyte I possèdent 6 « chromosomes », constitués chacun de deux branches, diversement disposées, d'après les types classiques pour les autres objets : le nombre des chromosomes y est donc réduit (nous verrons bientôt s'il est réduit en réalité ou seulement en apparence). De même, à la métaphase I, dans l'ovocyte comme dans le spermatocyte, il existe au fuseau six chromosomes présentant les formes qui, partout ailleurs, sont caractéristiques de cette étape. La métaphase I sépare l'une de l'autre les deux branches de chaque chromosome.

On ne rencontre pas, dans le matériel, de figure d'anaphase I. Pendant l'intercinèse et à la métaphase II, on trouve, dans l'ovocyte, six chromosomes à deux branches, celles-ci étant parfois assez écartées l'une de l'autre et vérifiant les dispositions classiques pour beaucoup d'autres objets. A l'anaphase II, les six chromosomes se dissocient en leurs deux branches, chaque pôle héritant ainsi six chromosomes-filles. Aussi, à la première segmentation voit-on six chromosomes provenir d'un pronucleus.

Il y a dans cette description plusieurs lacunes importantes, imputables à la pénurie de matériel; c'est ainsi que les préparations ne nous renseignent

pas directement sur le point de savoir si les « chromosomes-filles » I montrent une division longitudinale anaphasique et que par conséquent elles ne nous apprennent pas comment prennent naissance les deux branches des chromosomes de l'intercinèse. Elles ne nous apportent pas non plus les données requises pour l'interprétation définitive de certains aspects litigieux.

2. *Non-réalité du Primärtypus.*

Pour incomplètes qu'elles soient, ces observations nous permettent néanmoins de trancher le principal objet de la discussion présente. Elles montrent que, pour le moins à partir de la diacinèse, le *Zoogonus* se conforme au type général : on y trouve *une réduction prophasique, au moins apparente, et des figures de première et de seconde cinèses identiques à celles que l'on trouve partout* [1].

Néanmoins Goldschmidt nous a, par correspondance [2], opposé une objection : notre savant collègue de Munich reconnait que. à la *métaphase I* spermatocytaire, le nombre six s'observe et que le nombre de la *métaphase I* ovocytaire, sans être toujours de cette valeur, cependant s'en approche souvent et parfois la réalise. Seulement Goldschmidt pense que, pendant la *prophase*, les chromosomes sont présents en nombre normal et que les nombres inférieurs constatés à la métaphase I doivent s'expliquer par des « Verklebungen » accessoires se produisant « end to end » entre les chromosomes, sans que toutefois rien soit changé à la réalisation de la réduction d'après le Primärtypus. Goldschmidt pense même que peut-être ces « Verklebungen » « end to end » constituent un phénomène régulier.

Les principaux appuis de l'auteur sont d'abord les données qu'il a constatées pour la prophase I lors de son premier travail, et d'autre part les figures d'anaphase I, d'intercinèse et de métaphase II, comportant, d'après lui, le nombre normal de chromosomes.

Cette interprétation de Goldschmidt est inadmissible.

En ce qui concerne d'abord le second argument de l'auteur, nous pensons avoir montré que l'intercinèse et la métaphase II comportent, comme

(1) Nous disons : réduction au moins apparente; de ce que nous avons vu jusqu'ici il ne suit pas encore en effet que le nombre ne soit réduit qu'en apparence; il ne suit pas que nous ayons affaire seulement à une *pseudoréduction* prophasique : le nombre des chromosomes pourrait, ainsi que le pensent Meves, d'un côté, et, d'autre part, Bonnevie, Vejdovsky et tout récemment Winiwarter et Sainmont, être *définitivement réduit* dès la prophase I. Nous aurons à trancher ce point dans un instant.

(2) Lettre du 14 janvier 1909. Nous avions communiqué notre interprétation à M. Goldschmidt le 12 décembre et le 18 décembre 1908.

dans tant d'objets, le nombre réduit de chromosomes dédoublés, à branches assez indépendantes; que, d'autre part, les figures prises par les SCHREINER ou bien par les SCHREINER et GOLDSCHMIDT comme anaphases I correspondent plutôt à des segmentations.

Il ne reste donc qu'un point à trancher : peut-on admettre que les nombres constatés à la *métaphase I* s'expliqueraient par des Verklebungen accessoires? Cela nous paraît impossible et voici pourquoi.

En premier lieu, nous insistons encore une fois sur ce fait que les figures de diacinèse et de métaphase I sont, dans le *Zoogonus*, pour la spermatogénèse et l'ovogénèse, *absolument identiques* aux figures correspondantes, — et d'autre part, tout à fait *caractéristiques* de ces stades, — que l'on trouve dans de nombreux objets, chez lesquels, d'autre part, il se produit certainement une réduction prophasique et où par conséquent il n'y a pas lieu de recourir à des « Verklebungen ». Cela étant, il est évidemment impossible d'attribuer ici à de pareilles « Verklebungen » la production de ces formes chromosomiques caractéristiques.

En second lieu, voyons ce qui concerne la *spermatogénèse*. Rappelons que nous y avons observé le stade prophasique où les chromosomes, à deux branches encore longues, se trouvent contenus dans le noyau encore fermé, FIG. **33**. Or, les chromosomes sont dès lors au nombre de six. Il est donc impossible que le nombre six de la métaphase I soit le résultat d'une Verklebung se produisant au moment de la mise au fuseau.

Il y a plus : les préparations de GOLDSCHMIDT montrent, pour la spermatogénèse, l'évolution complète de la prophase. L'on peut notamment y suivre tous les stades intermédiaires entre les anses pachytènes et les chromosomes de notre FIG. **33**. Les SCHREINER ont très bien représenté ces stades dans leurs fig. 8, 9, 10 et 12 (cette dernière correspondant à notre FIG. **33**) et nous avons cru inutile de les reproduire à nouveau. Or, les figures des SCHREINER montrent nettement, ainsi que l'ont bien établi les auteurs, que les branches constitutives de chacun des six chromosomes diacinétiques de notre FIG. **33** proviennent du « dédoublement longitudinal » des anses pachytènes de leur fig. 8. Par conséquent, il n'y a pas de doute que les *six chromosomes* de notre FIG. **33** proviennent de *six anses pachytènes*. Et cela est confirmé par le fait que, dans les préparations totales, lorsqu'il est possible d'analyser les images du stade pachytène, nous trouvons, approximativement du moins, six anses en bouquet. Par conséquent, le « *nombre réduit* » se manifeste ici, comme dans tant d'autres objets, *dès le stade pachytène*.

En troisième lieu, nous ne doutons pas qu'il en soit de même pour l'*ovogénèse*. Et cela surtout à cause de la raison générale d'analogie que nous avons rappelée plus haut, et spécialement à cause de la ressemblance entre l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Zoogonus*.

D'autre part, nous comptons ici encore 6 chromosomes avant le stade de couronne équatoriale, FIG. 17, et, de plus, dans les noyaux pachytènes, sur les préparations totales, on peut constater qu'il n'y a pas plus de six anses en bouquet. Il est vrai que nous rencontrons ici des aspects, FIG. 19, qui pourraient plaider pour la présence de plus de six chromosomes au début de la diacinèse; mais nous avons vu que ces images sont malaisées à interpréter, à cause surtout du montage imparfait de la préparation et que certains chromosomes apparents sont plus probablement des corps nucléolaires. En tous cas, cet unique ovocyte ne peut pas ébranler les renseignements concordants fournis par la spermatogénèse et l'ovogénèse.

Il n'y a donc pas de doute pour nous que, dans le *Zoogonus* comme dans la plupart des objets, ou mieux, — pour dire notre sentiment tout entier, — *comme dans tous les objets*, la prophase de la première cinèse de maturation comporte le « nombre réduit » de chromosomes et même que ce nombre se constate dès le stade pachytène.

En interprétant de cette façon la maturation dans le *Zoogonus*, nous écartons le principal appui du « Primärtypus ». En effet, en dehors du *Zoogonus*, ce type de réduction, du moins dans la modalité où l'a proposé GOLDSCHMIDT (c'est-à-dire avec postréduction), n'aurait été constaté que dans des protozoaires. Or, d'abord, on comprend que ces organismes puissent présenter un mode de réduction inconnu chez les formes supérieures. De plus, nous aurons bientôt l'occasion de montrer que les observations des auteurs ne suffisent pas à établir ce mode de réduction même chez les protozoaires.

3. *Conjugaison parasynadétique.*

Il reste à nous poser une dernière question : quelle est *la genèse des n/2 chromosomes diacinétiques?* quelle est *la valeur de leurs deux branches constitutives?* Nous n'avons ici qu'à confirmer, en grande partie, l'interprétation des SCHREINER.

Comme ces auteurs, nous avons retrouvé tous les stades de l'étape synaptique : ne mentionnons, pour nous en tenir maintenant aux stades non controversés, que les noyaux leptotènes, les noyaux pachytènes, les noyaux strepsitènes. Les aspects en ont été très bien représentés par les SCHREINER

et nous les avons retrouvés en abondance dans les préparations totales comme dans les coupes. Insistons sur le fait que, dans l'ovogénèse, ces stades se placent *avant le grand accroissement*, d'après une règle que l'on peut considérer comme une *loi générale de toute ovogénèse* (nous voulons dire par là une loi tout aussi générale que celle par exemple qui comporte la réalisation de deux cinèses de maturation dans l'ovogénèse normale) [1].

Cela étant, rappelons que nous avons déjà, pour la *spermatogenèse*, observé les stades *postspirématiques* de la prophase, ceux qui vont depuis les noyaux pachytènes jusqu'à la diacinèse. Or, nous y avons contrôlé l'exactitude de l'interprétation des SCHREINER : les deux branches constituantes de chaque chromosome diacinétique proviennent certainement du « dédoublement longitudinal » des anses pachytènes. Cette conclusion doit évidemment s'étendre à l'ovogénèse.

Pour connaître la valeur des deux branches chromosomiques, il nous reste donc à voir d'abord comment se forment les anses pachytènes elles-mêmes et ensuite quelle est la valeur réelle du « dédoublement longitudinal ».

Touchant le premier point, nous admettons avec les SCHREINER que, entre le stade leptotène et le stade pachytène, il s'intercale un stade de *conjugaison chromosomique*, un stade *zygotène* (GRÉGOIRE, 07), amenant la formation des anses pachytènes par l'appariement parallèle (ou *parasyndétique*, HÆCKER) des filaments leptotènes. Seulement, nous ne prétendons pas que le matériel présent suffise à établir cette interprétation d'une façon incontestable. Aussi prions-nous le lecteur de ne pas considérer les conclusions que nous avons énoncées plus haut au sujet des cinèses elles-mêmes comme étant solidaires de ce que nous allons dire maintenant sur la prophase synaptique.

FIG. F. *Spermatocyte.* Anses zygotènes (1,40 × 18). C. 4. Etiq. à gauche. 16,5 — 19,4.

Ce qui nous fait étendre au *Zoogonus* la thèse de la conjugaison zygoténique ou parasyndétique que nous croyons avoir démontrée entre autres pour les végétaux, ce sont les aspects analogues à ceux que dessinent les SCHREINER dans leurs fig. 5, 6, 7 et dont nous représentons un exemple clair dans notre FIG. F. Le noyau spermatocytaire ou ovocytaire y montre, à première vue, un mélange d'*anses* (ou de parties d'anses)

[1] Les SCHREINER ont bien noté que le stade strepsitène n'est pas, dans l'ovogénèse du *Zoogonus*, nettement caractérisé avant le grand accroissement; cependant nous verrons que les anses sont nettement doubles au moment où le noyau entre en grand accroissement.

épaisses et de *filaments minces* analogues à ceux des noyaux leptotènes. En y regardant de plus près, on voit que les anses épaisses se prolongent par deux filaments minces entrelacés, mais très indépendants et souvent très écartés l'un de l'autre, les écartements étant parfois plus considérables encore que dans notre FIG. F; de plus, on constate que les portions épaisses elles mêmes sont, en réalité, doubles et formées par l'entrelacement intime des deux filaments minces. De semblables noyaux se retrouvent en abondance dans le matériel.

Or il est d'abord certain que ces aspects doivent, dans la sériation, se placer *après le stade leptotène* des fig. 3 et 4 des SCHREINER, puisqu'ils montrent déjà des portions d'anses pachytènes. D'autre part, il nous semble impossible de ne pas les situer *avant le stade pachytène;* car, sinon, de pareils aspects ne pourraient s'interpréter que comme le dédoublement longitudinal; or, ils sont absolument différents des images présentées par ce dernier stade, toujours beaucoup plus régulières.

En ce qui concerne maintenant l'interprétation de ces aspects, il faut remarquer, avec les SCHREINER, que, dans le *Zoogonus*, les «dualités» ne se manifestent pas, ainsi que cela se voit ailleurs, dès le moment où débute la transformation cinétique du réseau nucléaire; au contraire, le stade qui fait suite ici au réseau quiescent est, comme dans les végétaux, un vrai stade leptotène, caractérisé par des filaments minces assez indépendants les uns des autres et précédant le stade où apparaissent les dualités. Il en résulte que celles-ci ne peuvent pas correspondre à une division longitudinale précoce, ainsi que le voudrait MEVES, mais qu'elles représentent l'*association deux par deux des filaments leptotènes, donnant naissance aux anses pachytènes en nombre réduit.* C'est là la conclusion qui s'accorde le mieux avec les aspects observés et elle se trouve corroborée, pour nous, par la parfaite ressemblance des images du *Zoogonus* avec celles qu'on observe d'une façon plus complète dans d'autres objets, pour lesquels, selon nous, la conjugaison zygoténique est bien démontrée.

Quel est maintenant, dans le *Zoogonus*, l'aboutissement de cette conjugaison et quelle est la signification du dédoublement longitudinal ultérieur? La conjugaison est-elle définitive, ainsi que l'admettent BONNEVIE, VEJDOVSKY et d'autres, ou bien sont-ce les filaments associés qui reparaissent lors du dédoublement longitudinal?

On pourrait ici encore désirer un plus abondant matériel. Néanmoins, nous devons dire que la seconde hypothèse ne fait pour nous aucun doute.

Il est difficile de suivre pas à pas l'évolution des anses pachytènes, — depuis le moment où elles se constituent jusqu'au moment du dédoublement longitudinal, — pour voir si elles demeurent tout le temps doubles ou s'il se produit une fusion réelle des filaments conjugués. Seulement il y a moyen de se renseigner d'une autre façon sur ce point. Nous avons examiné tous les cas nombreux que nous rencontrions d'anses pachytènes, ovocytaires et spermatocytaires. Or, surtout dans le matériel non coupé, nous ne voyons jamais de noyau dans lequel nous ne puissions reconnaître la dualité des anses pachytènes [1]. Souvent, malgré le rapprochement étroit des filaments constitutifs, la dualité des anses est fort nette et il faut noter une chose importante : comme dans les végétaux dont nous avons étudié récemment la sporogénèse, ce n'est pas par de simples *fentes* que se manifeste la dualité des anses pachytènes; ce que l'on voit nettement, c'est que celles-ci sont constituées de *deux filaments* entrelacés, rapprochés par places, mais bien distincts en d'autres tractus. Aussi, ne rencontrons-nous jamais d'anses épaisses qui présenteraient, ainsi que le décrivent plusieurs auteurs, un ruban achromatique indivis portant une unique rangée de chromomères, indivis eux aussi; jamais nous ne voyons de véritable structure moniliforme.

Ces constatations nous autorisent à admettre que les filaments associés ne se fusionnent pas, mais demeurent individuels dans les anses pachytènes.

D'autre part, lors du dédoublement longitudinal, nous voyons que ce sont bien ces mêmes filaments qui deviennent de plus en plus distincts pour constituer, dans chaque anse strepsitène, les deux filaments largement entrelacés. Ces derniers, — et, par conséquent, les *branches définitives des chromosomes diacinétiques*, — ne sont donc pas autre chose que les deux filaments qui se sont associés au stade zygotène. Naturellement, ainsi que nous l'avons admis en 1907, il est possible que « le rapprochement étroit ait pour effet de permettre une interaction des filaments l'un sur l'autre » et il se peut que, lors du dédoublement longitudinal, ils ne soient plus identiques à ce qu'ils étaient avant leur conjugaison; mais cela n'empêche pas que ce soient encore *les mêmes filaments*.

4. *Conclusion. Pseudoréduction et préréduction.*

S'il en est bien ainsi, il nous paraît impossible de ne pas considérer les filaments minces qui s'associent deux par deux, au stade zygotène, comme

[1] Les préparations totales sont préférables pour l'étude de ce point, parce que, comme nous l'avons déjà dit, la coloration par le DELAFIELD n'empâte pas les anses chromosomiques comme le fait parfois la méthode d'HEIDENHAIN.

représentant chacun un des chromosomes somatiques. Aussi nous admettons que la conjugaison zygoténique est un processus *pseudoréductionnel* groupant temporairement deux par deux les chromosomes somatiques en n/2 *gemini*. Et puisque c'est à la première cinèse que ces gemini se dissocient en leurs éléments constituants, nous concluons donc, de tout ce qui précède, que le *Zoogonus* vérifie la *préréduction hétéro-homéotypique* avec *pseudoréduction par conjugaison zygoténique*, ou, en d'autres termes, avec *pseudoréduction parasyndétique*.

En finissant, rappelons encore une fois que la partie de nos conclusions concernant la *non-existence d'un Primärtypus* (c'est-à-dire concernant la présence du nombre réduit dès la prophase I et l'accomplissement des deux cinèses d'après le schéma hétérohoméotypique) ne doit pas être mise sur le même pied que la partie concernant le *mécanisme de la pseudoréduction prophasique*. La première partie de nos conclusions faisait l'objet principal de ces recherches. Nous la donnons comme certaine. En ce qui concerne la seconde au contraire, nous ne prétendons pas, malgré notre conviction personnelle, que les préparations du *Zoogonus* soient suffisantes pour l'établir sans conteste. Il nous suffit d'avoir montré, après les SCHREINER, que les images, loin d'être défavorables à l'hypothèse d'une conjugaison chromosomique, lui sont au contraire favorables. Notre conviction, même pour le *Zoogonus*, dépasse ces limites, mais elle repose surtout sur la comparaison des images offertes par cet objet avec les images plus complètement étudiées dans d'autres.

L'étude que nous venons de terminer sur le *Zoogonus* n'a fait que nous confirmer encore dans notre conviction que, malgré certaines divergences de détail, les phénomènes de la réduction s'accomplissent, dans tous les organismes, du moins dans tous les Métaphytes et les Métazoaires, d'après un *unique schéma essentiel*.

Cette unité, nous pensons qu'elle se réalise non seulement en ce qui concerne l'*aboutissement final* des phénomènes, mais même en ce qui concerne le *mécanisme de la réduction*. Pour tout dire, nous sommes convaincu que c'est dans la *préréduction avec pseudoréduction* que se trouve *la loi générale* et même que la pseudoréduction est *zygoténique* ou *parasyndétique*. Nous aurons bientôt l'occasion de le montrer dans la seconde partie de notre travail de synthèse sur la matière. — Mais nous tenons à préciser dès maintenant notre pensée. Evidemment, si l'on s'en tient aux considéra-

tions *a priori*, il faut admettre que la nature peut, dans différents objets, employer différents moyens pour atteindre un même résultat et que parfois l'unité se manifeste non pas dans la marche détaillée des phénomènes, mais dans leur résultat final. Et ainsi, *a priori*, on peut admettre la possibilité de rencontrer différents modes de réduction, préréduction, postréduction, Primärtypus, etc..., aboutissant tous à réduire le nombre des chromosomes. Aussi n'est-ce pas sur des considérations a priori que se fonde notre conviction qu'il n'existe qu'un mode de réduction, mais bien sur des constatations de fait. Et une des principales est celle-ci, c'est que pour tous les objets, si distants qu'ils soient les uns des autres au point de vue des affinités systématiques, nous trouvons une *concordance parfaite* dans les figures chromosomiques des cinèses maturatives, figures qui sont, du moins dans leur ensemble, *caractéristiques* de ces cinèses; or, si l'on admet la réalisation, dans des objets différents, de processus réductionnels aussi divergents que ceux qui sont proposés, on se verrait forcé d'admettre pour ces figures si concordantes et, en même temps, si spéciales, des interprétations non seulement différentes, mais même *contradictoires*. C'est là ce qui nous paraît inadmissible.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1906 *Bonnevie, K.* : Untersuchungen über Keimzellen, I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni; Jen. Zeitsch., XLIV.

1908 » Chromosomenstudien, II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter; Arch. f. Zellf., Bd. II.

1899 *Carnoy et Lebrun* : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens; La Cellule, t. XVI.

1905 *Goldschmidt* : Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus; Zool. Jahr., Bd XXI.

1908 » Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus und der Primärtypus der Reduktion; Arch. f Zellf, Bd. II.

1899 *Grégoire* : Les cinèses polliniques chez les liliacées; La Cellule, t. XVI.

1905 » Les résultats acquis sur les cinèses de maturation; La Cellule, t. XXII.

1907 » La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux; La Cellule, t. XXIV.

1907 » Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes : individualité, structure, etc.; Ann. Soc. Roy. Malac. et Zoolog. de Belgique, t. XLII.

1902 *Haecker* : Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile, Jen. Zeitschr., Bd. 37.

1907 » Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger; Ergebn. und Fortsch. der Zool., Bd. I.

1904 *Janssens et Elrington* : L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation dans l'œuf de l'Aplysia punctata; La Cellule, t. XXI.

1907 *Meves* : Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion; Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXX.

1907 *Schreiner, A., und K. E.* : Neue Studien über die Chromatinreifung des Geschlechtszellen, IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos östergreni; Vidensk. Selsk. Skr. I. Math.-Naturw. kl.

1908 » Neue Studien, V. Die Reifung der Geschlechtsz. von *Zoogonus mirus;* Vidensk. Selsk. Skr. I. Math.- Naturw. kl.

1900 *Strasburger* : Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen etc.; Jena.

1909 *Winiwarter et Saimmont* : Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Chat), IV; Arch. de Biol., t. XXIV.

1903 *Vejdovsky et Mrazek* : Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung nach den Untersuchungen an Rhynchelmis-Ei; Arch. f. mik. Anat., Bd. LXII.

1907 *Vejdovsky* : Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung; Köningl. Böhm. Ges. Wiss.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes nos figures ont été dessinées à l'aide de la chambre claire de Abbe. *Nous nous sommes servi de l'objectif* 1,40 *ouv. num.*, 2 *mm. dist. foc. de* Zeiss *et de l'oculaire* 12. *Le pupitre à dessiner se trouvait en un plan un peu inférieur à celui de la platine du microscope.* (*Voir* : *Méthodes d'observation*, *p.* 248.)

Pour permettre de retrouver facilement dans les préparations les aspects qui sont représentés par nos figures, nous indiquons leur situation à l'aide d'un repérage sur le chariot Zeiss, *dernier modèle. Nous supposons, dans le vernier* II, *le* 0 *placé devant le* 15. *L'étiquette, sauf indication contraire, est toujours censée placée à droite. Le premier chiffre indique la donnée du vernier latéral* (I), *le second indique la donnée du vernier horizontal* (III).

Sp. désigne, dans nos figures, le spermatozoïde; Tot. indique les préparations totales; C. indique les coupes.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Cinèse somatique (embryon de 8 cellules). Tot. P. : 14,3 — 7,5. page 250.

FIG. **2**. Cinèse somatique (embr. de 2 cellules). Tot. 15 : 12,7 — 9,1, p. 250.

FIG. **3**. Cinèse somatique (fig. 10 de Goldschmidt). Tot. O : 10,4 — 8,9, p. 250-251.

FIG. **4**. Cinèse somatique (fig. 16 de Goldschmidt). Tot. P. : 14,3 — 7,6, p. 251.

FIG. **5**. Première segmentation (Textfig. I de Goldschmidt). Tot 5 : 14,2 — 7,1, p. 251.

FIG. **6**. Cinèse somatique (fig. 23 des Schreiner et fig 20*b* de Goldschmidt) Coupe 4 : 20,5 — 3,4, p. 251

FIG. **7**. Fragment de figure, correspondant à la partie latérale de la fig. 21 de Goldschmidt. C. 4 (étiquette à gauche) : 16,9 — 18,6, p. 253.

FIG. **8**. Cellule ectodermique. Tot. 15 : 15,4 — 9,4, p. 252. Il est dit, à tort, dans le texte, que cette figure provient d'une coupe.

FIG. **9**. Spermatogonie (oculaire 18) C. 4 : 10,2 — 3,7, p. 252.

FIG. **10**a. (Fig. 18 des SCHREINER, considérée par eux et par GOLDSCHMIDT comme une métaphase II.) C. 1 : 21,1 — 17,6, p. 269.

FIG. **10**b. Deux tronçons de Dotterkern, situés dans deux autres coupes de l'ovocyte de la fig. 10a, p. 269.

FIG. **11**. (Fig. 22 des SCHREINER, fig. 17b de GOLDSCHMIDT). Première segmentation. C. 7 (étiq. à gauche) 20,6 — 20,7, p. 252.

FIG. **12**. Métaphase I dans l'ovocyte. Tot. I : 12,6 — 3,3. Le second chromosome, à partir de la gauche, est un peu déplacé, p. 259.

FIG **13**a. Métaphase I dans l'ovocyte. Tot. P. 14,6 — 7.

FIG. **13**b. Le sixième chromosome, caché sous les chromosomes du centre, de la fig. 13a, p. 259.

FIG **14**. Centrosome appartenant à l'ovocyte de la fig. 19 des SCHREINER. C. 4 : 21,3 — 2,7 p. 266.

FIG. **15**. Un polocyte (?) du même ovocyte C. 4 : 14,6 — 3,3, p. 266.

FIG. **16**. Métaphase I dans l'ovocyte. Tot. 15 : 15,3 — 7,3, p 259.

FIG. **17**. Mise au fuseau, dans l'ovocyte I. Tot. 14 : 16,3 — 5,9, p. 258. — Comparer tot. II : 16,8 — 6,7, p. 258.

FIG. **18**a. Métaphase I dans l'ovocyte : cinq chromosomes. C 10 : 15,5 — 3,1.

FIG. **18**b. Le sixième chromosome : 17 — 3,4

FIG. **18**c. Les 6 filaments fusoriaux d'attache : 14,3 — 2,8, plan supérieur de la coupe, p. 259-260.

FIG. **19** a, b, c. Diacinèse dans l'ovocyte (fig. 14 des SCHREINER, Textfig. II de GOLDSCHMIDT). C. 1 : 9,8 — 10; 12,3 — 9,9; 14,5 — 9,6, p. 262-263.

FIG. **20** et **21**. Vésicule germinative. Corps nucléolaires. C. 11 : 20,9 — 10,7 et C 7 (étiq. à gauche) : 3,3 — 19,2, p 264.

FIG. **22** a et b. Métaphase I ovocytaire; long spermatozoïde. C. 10 : 4,3 — 2,2; 5,4 — 1,3, p. 259.

FIG. **23** a, b, c. (Fig. 15 a et b des SCHREINER.) Métaphase I ovocytaire. C 7 (étiq à gauche) : 20,6 — 20,6 : 17,4 — 20,5; 5,1 — 15,7, p 264-265.

FIG. **24**. Métaphase I ovocytaire. C 4 : 15,9 — 3, p. 260.

La seconde coupe du même ovocyte (13,8 — 2,9) ne contient que le spermatozoïde.

Autres figures de métaphase I ovocytaire, montrant 6 chromosomes : Tot 15 : 14,6 — 7,5; tot. A 13,3 — 5,9; C. 4 : 14,8 — 3,2 et les deux autres coupes du même ovocyte; C. 10 : 14,5 — 2,4 et trois autres coupes du même œuf.

FIG. **25**. Anaphase II dans l'ovocyte : en haut, les chromosomes spermatiques. Tot S : 15,3 — 3,9 p. 254. A côté, dans la preparation, un autre cas d'anaphase V.

FIG. **26** et **27**. Intercinèse. Sur la gauche, les chromosomes spermatiques. Toutes deux dans Tot. T : 16,8 — 8,4, plan inférieur et plan médian de la préparation, p. 267-268. A côté, dans la préparation, une troisième figure d'intercinèse où 2 chromosomes doubles apparaissent nettement.

FIG. **28**. Intercinèse (fig 15 des SCHREINER). A gauche, les chromosomes spermatiques, en haut le premier polocyte. Tot. 15 : 13,8 — 7,9, niveau moyen de la préparation, p. 267-268.

FIG. **29**. Fin d'intercinèse ou plutôt métaphase II, en vue polaire. 2 noyaux spermatiques. Tot. P. : 14,3 — 7,7, p. 267-268

Autres figures d'intercinèse ou de métaphase II: Tot. 13 : 19,4 — 8,5. Tot P. : 14,9 — 6,3.

FIG. **30** a, b, c. d. Anaphase II dans l'ovocyte. (Fig. 2 de GOLDSCHMIDT.) C. 7 (étiq. à gauche) 8,8 — 15,2; 5,1 — 15,3; 20,6 — 19,8; 17 — 19,7, p. 254 et 255.

FIG. **31**. Les 6 chromosomes d'un pronucleus. Tot 13 : 19,6 — 8,6, p. 255.

FIG. **32** a et b. (Fig. 20 a et b des SCHREINER, fig. 18 b et 19 b de GOLDSCHMIDT.) Première segmentation. C. 11 : 17,4 — 10,5; 14 — 10,6. p. 256.

Spermatogénèse (FIG. 33-39).

FIG. **33** et **34**. Fin du stade strepsitène. Tot. O : 14,3 — 9,1, et Tot. I : 12,3 — 3,7, p. 260.

FIG. **35** et **36**. Diacinèse. Tot. 15 : 12,8 — 14,1 et 12,7 — 9,1 (les niveaux étant intervertis), p. 261.

FIG. **37**. Mise au fuseau I. Tot. 15, 14,2. 7,7. Le petit chromosome s'enfonce dans la coupe, page 261.

FIG. **38** et **39**. Métaphase I. C. 7 (étiq. à gauche) : 10,2 — 18,5 et Tot. 13 : 17,3 — 9,6, p. 261.

On trouve de nombreux autres exemples de prophase et de métaphase I dans le spermatocyte, aux environs des endroits que nous venons de signaler et ailleurs dans les préparations (entre autres : coupe 10).

TABLE DES MATIÈRES.

PAGES

Etat de la question 245

Observations personnelles 249

I. Nombre normal des chromosomes 249

1. Cinèses somatiques 250

2. Anaphase II dans l'ovocyte 254

3. Chromosomes spermatiques 255

4. Pronuclei 255

II. Les cinèses de maturation à partir de la diacinèse . . . 257

A. Première cinèse 258

1. Ovogénèse 258

2. Spermatogénèse 260

3. Deux cas difficiles à interpreter 262

4. Anaphase I 265

B. Intercinèse et seconde cinèse. 267

III. Résumé. Non-réalité du Primartypus. La pseudoréduction et la préréduction dans le Zoogonus. 271

1. Résumé 271

2. Non-réalité du Primartypus. 272

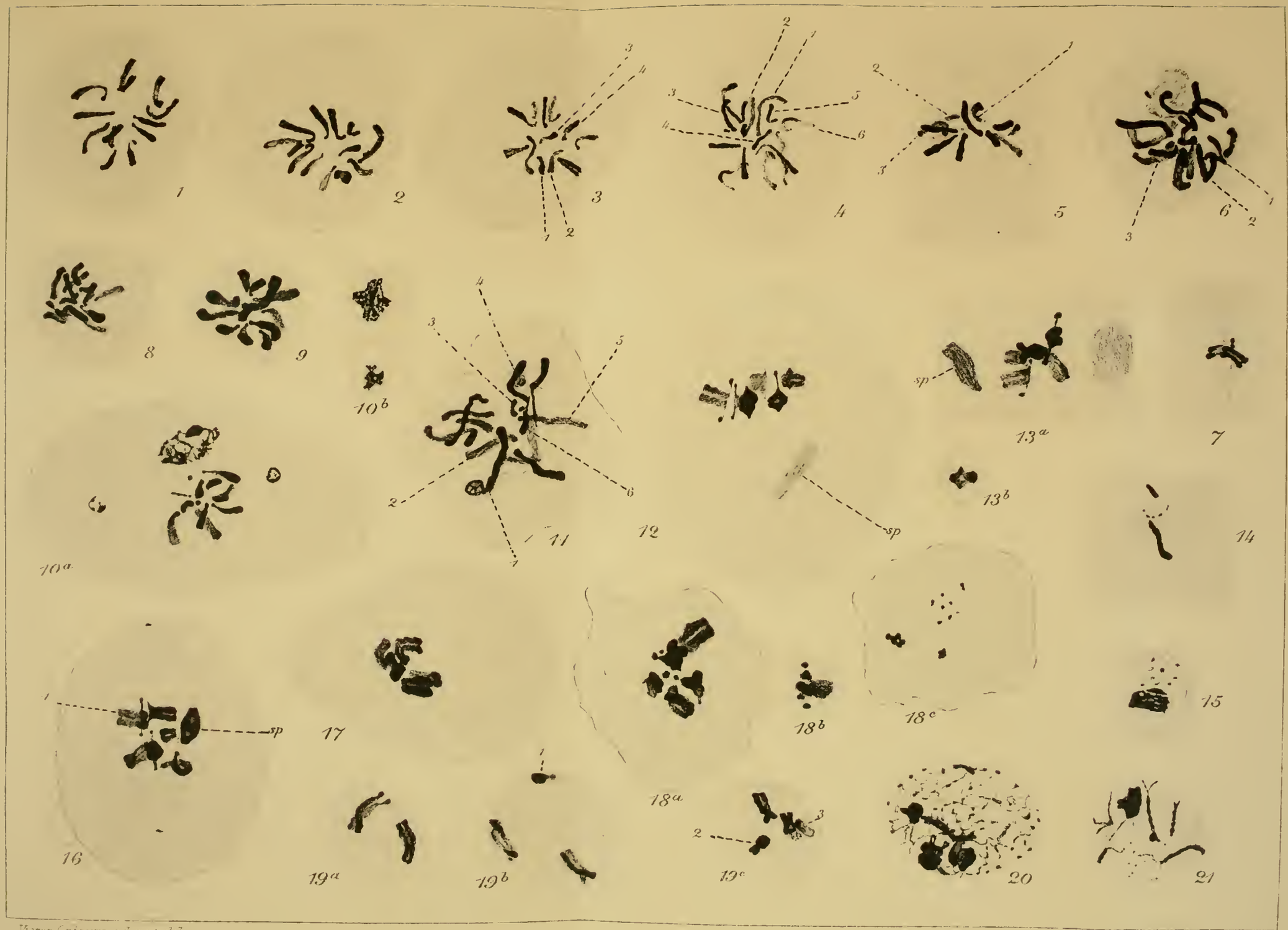
3. Conjugaison parasyndétique. 274

4. Conclusion. Pseudoréduction et préréduction 277

Liste bibliographique. 281

Explication des figures 283

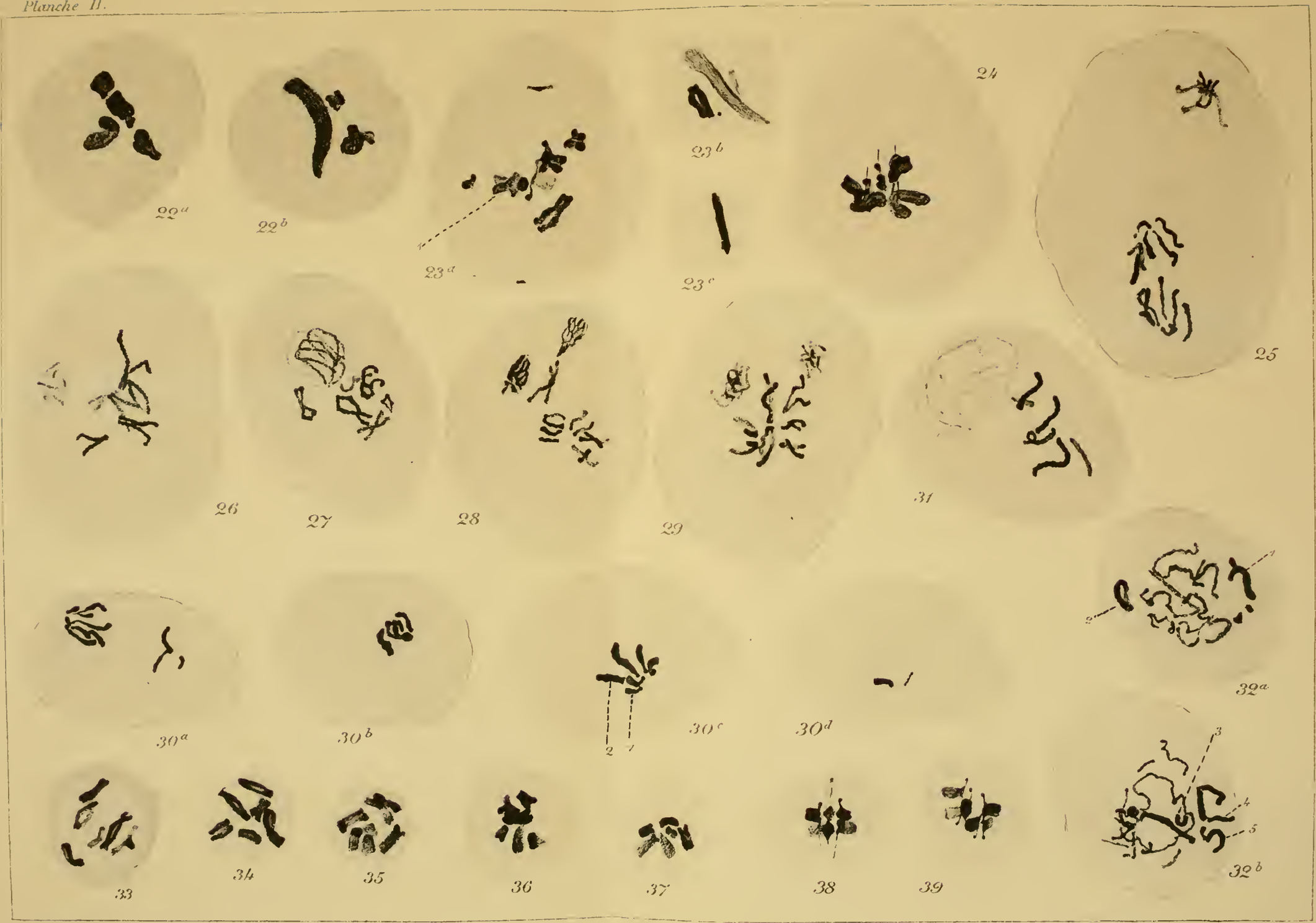
Planche I.



Victor Grégoire ad nat. del.

Phototypie E. Hellemans Bruxelles

Planche II.



Victor Grégoire ad. nat. del.

Phototypie E. Hellemans, Bruxelles

Contribution à l'étude des Neurofibrilles chez le Lombric

CONDITIONS DE LEUR IMPRÉGNATION
LEURS MODIFICATIONS
LEUR DISPOSITION DANS LES CELLULES
SENSORIELLES PÉRIPHÉRIQUES

PAR

J. KOWALSKI,

DOCTEUR ÈS SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 28 mars 1909.)

Contribution à l'étude des Neurofibrilles chez le Lombric

Dans une note parue dans le Bulletin de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux, du 24 octobre 1907 [17], je faisais connaître que les neurofibrilles du système nerveux central du lombric, réfractaires à l'argent réduit de Cajal, suivant la méthode employée par cet auteur, devenaient au contraire visibles, lorsque l'animal avait été soumis, avant la fixation, à des conditions de température anormales.

« Pour nous faire la main, disions-nous dans cette note, à la méthode de l'argent, ignorant encore les essais infructueux de Cajal, nous choisîmes le lombric comme objet de nos essais.

Dès nos premières tentatives, en suivant scrupuleusement le procédé de Cajal, nous obtînmes l'imprégnation des neurofibrilles.

D'autres essais postérieurs ne nous donnèrent plus de résultats jusqu'au jour où nous voulûmes essayer l'influence du froid sur les neurofibrilles.

Ayant soumis des vers à une température de — 5° environ pendant un quart d'heure, nous les sacrifiâmes et soumîmes au même traitement que dans nos essais précédents. Dès ce premier essai de refroidissement, les neurofibrilles refirent leur apparition. L'imprégnation était excellente.

Etonné de cette réapparition de l'imprégnation, que le froid semblait avoir aidée, nous eûmes l'idée de rechercher si nos premiers essais tentés le 21 janvier 1907 n'avaient pas été faits avec une température très refroidie et si par suite, sans que nous l'ayons voulu, le froid avait fait sentir son influence sur les animaux traités et avait créé un état physiologique particulier avec un état chimique spécial qui avait favorisé l'imprégnation.

Or, en effet, la moyenne de la température du 21 janvier avait été de 1°2, le minimum — 2°2. La température moyenne de la semaine où les animaux furent conservés dans une pièce non chauffée, fut enfin de — 0°5. Elle fut inférieure à la température normale : 2°1 de 2°6.

Les conditions de température étaient donc, dans les deux essais, sinon identiques, du moins analogues. »

Mais les autres conditions étaient-elles semblables, et ces expériences ne prêtaient-elles pas à la critique sur ces points. Les premiers vers tués le 21 janvier avaient été conservés dans du marc de café, afin de débarrasser leur tube digestif des matières terreuses qui le remplissaient et s'opposaient à un enrobage parfait. Au contraire, les autres vers soumis au froid artificiel, avaient été fixés au sortir de terre après avoir été soumis au froid artificiel. On le voit, les conditions de nutrition étaient loin de se ressembler et on pouvait douter si c'était bien à l'action du froid qu'était due l'imprégnation des neurofibrilles du lombric dans la première expérience.

D'autres expériences étaient donc indispensables afin de déterminer positivement les conditions de cette imprégnation.

§ I. Conditions de l'imprégnation des neurofibrilles dans le lombric.

Nous étions en train de rechercher ces conditions qui favorisaient l'imprégnation des neurofibrilles chez le lombric, et nous avions effectué une série d'essais, soumettant des animaux au froid artificiel, d'autres au jeûne pendant un temps plus ou moins long, lorsque un de nos amis, M. Boule, travaillant à Louvain au laboratoire de M. le professeur Van Gehuchten, me fit part des résultats heureux qu'il obtenait dans le traitement de vers de terre normaux par la méthode argentique de Cajal, après fixation au formol-ammoniacal. Bientôt dans une note parue dans la revue du professeur Van Gehuchten, le *Névraxe* [4, *a*], M. Boule publiait ses résultats et discutait nos insuccès. « Tout ce qu'il est permis de dire, dit M. Boule, c'est que, à température normale, le chimisme des lombrics de Kowalski est sans doute différent de celui des nôtres. Il faut donc admettre que l'action du froid a son contre-coup sur les phénomènes de nutrition, au point d'amener brusquement, si l'écart de température est considérable, dans la constitution chimique des cellules nerveuses, des changements qui mettent les éléments nerveux des animaux soumis à ces expériences dans un état semblable à celui où se trouvent les nôtres normalement. »

Devant ces faits, je recommençai mes essais d'imprégnation sur des vers normaux d'ici, notant plus soigneusement les différentes phases de la méthode, afin de me rapprocher le plus possible des conditions expérimen-

tales de M. Boule. Même résultat négatif. J'envoyai des vers de la région où je travaille (la Guyondais près Malestroit, Morbihan) à M. Boule et lui demandai en retour de bien vouloir m'en envoyer de Louvain; les deux régions étant très différentes au point de vue géologique, j'attribuais les différences des résultats obtenus de part et d'autre à la différence du milieu extérieur. M. Boule note à la fin de son travail le résultat de ses expériences sur les vers de la Guyondais. « Nous les avons traités, dit-il, par les méthodes de Cajal au nitrate d'argent, quelques-uns immédiatement, et les autres après un séjour d'une semaine dans la terre de Louvain. Ni les uns ni les autres ne nous ont donné de résultat satisfaisant. Nous avons bien observé quelques cellules présentant des velléités d'imprégnation; mais elles étaient relativement rares et très faibles de ton.

Il est évident, pour nous, qu'à l'état normal les lombrics de Kowalski se comportent autrement que les nôtres dans les traitements par les méthodes argentiques de Cajal. »

De mon côté, sitôt reçus les vers de Louvain, j'en sacrifiai certains immédiatement, d'autres furent mis dans de la terre d'ici. A l'inverse des résultats de Boule, les premiers, après 4 jours et demi d'imprégnation, à peu près le temps d'imprégnation employé par Boule, qui est de 5 jours, se trouvèrent parfaitement imprégnés. Le résultat fut négatif avec les vers de Louvain qui avaient été placés dans de la terre d'ici et y avaient séjourné 17 jours.

Ces résultats étaient parfaitement d'accord avec les résultats positifs de Boule d'une part et les résultats négatifs que j'avais obtenus sur des vers normaux d'ici.

Il était donc de nouveau « évident, pour nous, qu'à l'état normal les lombrics » de Boule « se comportent autrement que les nôtres dans les traitements par les méthodes argentiques de Cajal ».

Par contre, nos vers se comportaient exactement comme ceux traités par ce dernier histologiste, qui, à l'état normal, étaient demeurés réfractaires à l'argent réduit (5, *d*).

Quelles sont les causes de cette inconstance? C'est là une question difficile à résoudre et que Cajal, le savant technicien de Madrid, s'est proposé d'étudier à fond. En attendant ce travail qui apportera, sans nul doute, pleine lumière sur ce point, qu'il me soit permis de noter les réflexions qui se sont présentées à moi durant mon travail sur ce sujet.

L'hypothèse qui se présente tout d'abord est celle que je soumettais à

Boule comme explication des résultats contradictoires obtenus sur des vers normaux par cet auteur et par moi-même. Il faut tenir compte de la nature différente des terrains des deux régions, dans lesquels ont vécu les animaux en expérience. A parité de conditions accidentelles, les terrains de Bretagne ont une constitution plus acide que ceux de Louvain. Dès lors, pensai-je, par suite d'une influence *directe* de l'ambiance sur le milieu intérieur du ver, celui-ci doit-être *plus acide chez les vers d'ici que chez les lombrics de là-bas. Ce degré supérieur d'acidité empêche l'imprégnation des neurofibrilles* : cette réaction, pour s'accomplir, demande un milieu à peine acide, neutre peut-être, peut-être aussi alcalin, tel enfin que celui que détermine dans les vers de Louvain le terrain de cette région.

Mais deux faits semblent s'opposer à ce que nous admettions cette influence directe de l'acidité du milieu extérieur comme cause de nos échecs. Le premier ressort de mes expériences; le second des conditions chimiques que réalisent, comme nous le verrons plus loin, les nouvelles méthodes de fixation de Boule.

1° La cellule vivante, en général, la cellule nerveuse, en particulier, malgré les changements continuels dont elle est le siège chimique, conserve, on le sait, une « certaine constance dans sa composition moyenne, et en particulier dans la réaction électro-chimique de son ensemble » [33, p. 211].

La substance cellulaire est une substance colloïdale (un complexe d'hydrogels, d'après Mayer et Schaeffer, un complexe d'hydrosols, au contraire, d'après Gaidukow), à réaction alcaline. Le protoplasme peut devenir acide, mais c'est après la mort, après la fatigue, à la suite de l'inanition, et c'est aux dépens de son fonctionnement normal, de sa vie même, puisqu'une trop grande teneur d'acide peut déterminer la précipitation des protéides phosphorées de la cellule.

Or c'est précisément cet état physiologique anormal, cet état où l'acidité cellulaire s'est développée, qui permet à la réaction argentique de se produire dans les lombrics de nos contrées. Le milieu extérieur n'influe donc en rien par son acidité sur le milieu intérieur de nos vers, et ce n'est pas à une hyperacidité de nos vers, comparés avec ceux de Louvain, qu'il faille attribuer la cause de nos échecs dans l'imprégnation neurofibrillaire de vers normaux.

Cette imprégnation, toutefois, n'a pas été constante, mais si nous comparons la proportion des résultats heureux dans l'état anormal des vers

(froid, jeûne, fatigue) avec les insuccès obtenus sur des vers naturels, c'est-à-dire normaux, nous ne pouvons pas ne pas attribuer, dans les résultats heureux de nos expériences, une influence marquée aux conditions spéciales de chimisme que déterminent dans le milieu intérieur les conditions particulières où nos animaux avaient été placés.

Ce degré d'acidité, nécessaire, d'après nous, pour permettre à l'imprégnation argentique de se produire, ne s'établit que *peu à peu*, et pour *un degré déterminé* de l'état physiologique anormal.

Les faits suivants semblent le démontrer. Seuls des vers ayant jeûné, ceux qui avaient été privés de nourriture *au-delà* de cinq jours, se trouvèrent dans un état physiologique tel que l'imprégnation fut capable de se produire. Ce moment physiologique devait être celui où l'animal ayant brûlé toutes ses réserves et maintenu la réaction chimique de son milieu intérieur dans sa condition normale, « alcaline », voyait son milieu intérieur s'acidifier petit à petit, par suite de l'anémie, suite de l'usure même des tissus.

Cependant, les neurofibrilles d'un ver soumis au jeûne pendant cinq jours peuvent se laisser imprégner, si on amène brusquement l'état physiologique du ver, en le refroidissant, dans la condition chimique indispensable pour la réaction de l'imprégnation.

En deçà de cinq jours de jeûne, le froid n'est pas capable d'amener l'imprégnation : dans deux expériences, des vers ayant jeûné respectivement deux et trois jours, et passé une nuit à la température de $+1^\circ$ et de 0°, ne manifestèrent pas trace d'imprégnation.

Le froid seul, appliqué à des vers normaux, peut provoquer, semble-t-il, s'il est appliqué suffisamment longtemps et si l'écart de température est assez grand, ce même état physiologique, conditionné par un degré d'acidité hypernormal, qui permet à l'imprégnation de s'effectuer. C'est ainsi que des vers normaux soumis respectivement à -5° pendant 10 minutes, et -1° pendant 6 minutes (température extérieure : 5°, 4, et 4°), montrèrent leurs cellules nerveuses parfaitement imprégnées.

Mais une *exposition trop prolongée au froid*, ou *un jeûne trop soutenu* semblent *deux conditions désavantageuses* pour la réaction neurofibrillaire : le *degré d'acidité* nécessaire à cette réaction argentique a été, probablement, *dépassé* ; le milieu est devenu trop acide ; celle-ci ne se produit plus. Des vers soumis durant 20 minutes à la même température, -5°, que le ver dont il est fait mention ci-dessus, et dont l'exposition au froid ne se

prolongea que 10 minutes, ne présentèrent pas de trace d'imprégnation neurofibrillaire [1].

Il en fut de même pour des vers soumis au jeûne pendant 15 jours consécutifs.

Il est donc permis de conclure, semble-t-il, que la condition indispensable pour que la réaction argentique s'effectue chez le lombric, est un certain degré d'acidité intérieur. Chez les vers de terre de cette région-ci, ce degré ne pourrait être réalisé que dans des conditions anormales, soit de froid, soit de nutrition, soit de fatigue. Passé ce degré d'acidité, l'imprégnation ne se produit plus.

Rien d'étonnant à cela : d'après Cajal [5 *a*, p. 130], l'imprégnation des neurofibrilles par le nitrate d'argent consisterait en une certaine combinaison argentico-organique, qui s'établirait entre le nitrate d'argent et les substances albuminoïdes qui composent le réseau spongioplasmique de la cellule (réseau qui se confond précisément, Legendre [20, *c*], Boule [4, *b*], avec le réseau neurofibrillaire). Cette réaction chimique nécessiterait pour s'accomplir, comme bien d'autres, un milieu d'opération acide.

Normalement, il faut donc le croire, quelques cellules nerveuses des lombrics traités par Boule, possèdent un tel milieu acide (légèrement acide, puisque le fonctionnement cellulaire de la cellule nerveuse l'exige tel).

Nous disons quelques cellules, car ainsi que le fait remarquer Boule, dans le mémoire précité, p. 326, « dans un même tronçon non seulement toutes nos coupes n'étaient pas imprégnées avec la même intensité, mais certaines ne l'étaient pas du tout. Bien plus, dans une même coupe, à côté de cellules présentant un superbe réseau neurofibrillaire, nous en avons observé d'autres sur lesquelles le nitrate n'avait point agi; ces dernières avaient été pourtant dans les mêmes conditions matérielles d'expérimentation que les autres. Nous en avions conclu que chez nos lombrics, les cellules qui s'imprégnaient étaient celles qui se trouvaient naturellement dans un état fonctionnel particulier, qui avait déterminé un état chimique semblable, peut-être à celui que Kowalski réalise artificiellement ». Ce chimisme particulier à quelques cellules, d'après Boule, serait dû au fonctionnement

[1] Ne pourrait-on pas établir une certaine corrélation entre ce fait et celui qu'a constaté Marinesco ? « Dans certaines limites, dit-il, le froid donne naissance à une coalescence et à une tuméfaction des neurofibrilles; mais si l'excitation est trop violente, comme cela a lieu par exemple, pour le froid intense, alors on ne constate pas de pareilles modifications, ou bien à un degré beaucoup moins accusé. » [d. II, p. 306.]

de ces cellules, en vue « de subvenir à des besoins locaux de l'organisme ». Cette explication concorde parfaitement avec la nôtre, car ce fonctionnement, particulier à un moment donné à quelques cellules, doit amener dans celles-ci un certain degré spécial d'acidité, qui une fois atteint permet à la réaction argentique de se produire, mais uniquement dans ces cellules hyperacidifiées. Celles qui ne s'imprègnent pas, possèdent cette acidité à un taux trop faible. C'est la condition que réalisent chez nos vers normaux toutes les cellules : de là l'insuccès de l'imprégnation des neurofibrilles.

2° Mais vient-on à *élever ce degré d'acidité expérimentalement* en acidifiant la solution fixatrice (et c'est là le second fait auquel nous avons fait allusion plus haut), immédiatement toutes les cellules s'imprègnent, car leur milieu intérieur s'est trouvé porté, pour toutes à la fois, à ce degré — ou mieux à ce taux moyen d'acidité — qui est la condition nécessaire de l'imprégnation.

C'est là, nous semble-t-il, la raison explicative des succès certains et généraux que Boule a obtenus sur les vers de Louvain, comme sur ceux d'ici, que-nous lui avons envoyés, en modifiant les solutions fixatrices de la méthode de Cajal.

A chacune d'elles, Boule ajoute 5 centimètres cubes d'acide acétique glacial : ces solutions, d'alcalines ou de neutres qu'elles étaient d'abord, deviennent par ce fait franchement acides. La teinture bleue de tournesol demeure telle avec les premiers fixateurs; elle vire immédiatement au rouge avec les seconds. Dès lors, dans toutes les cellules à la fois se trouve réalisée la condition de milieu chimique, indispensable à la réaction argentique : toutes s'imprègnent donc avec cette nouvelle méthode de Boule. Cet auteur l'a constaté et les résultats de ses recherches avec cette nouvelle méthode ont paru récemment dans le *Névraxe* [4, *b*].

Dès que nous en avons eu connaissance, nous avons essayé cette nouvelle manière de procéder sur des vers normaux de cette région; dès le premier essai, nous avons obtenu l'imprégnation des neurofibrilles dans toutes les cellules de la chaîne ganglionnaire, chose que nous n'avions jamais obtenue, répétons-le, avec la solution fixatrice formo-ammoniacale de Cajal.

Il en a été de même avec des vers refroidis ou soumis à un jeûne préalable.

Une différence cependant subsiste encore dans la façon dont se comportent vis-à-vis des diverses solutions fixatrices de Boule, nos vers normaux et ceux de la région de Louvain. Tandis que Boule déclare que le

fixateur C est celui qui lui a donné les meilleurs résultats, mais qu'il en a obtenu néanmoins avec les fixateurs A et B, nous n'en avons obtenu avec des vers normaux qu'en utilisant la solution fixatrice A. Or, remarquons-le, dans cette solution, à l'inverse des deux autres B et C, n'entre plus d'ammoniaque. Voici du reste la formule de chacune d'elles :

FIXATEUR A.

Eau distillée . . .	100 cc.
Formol	25 cc.
Acide acétique glacial .	5 cc.

FIXATEUR B.

Eau distillée . . .	100 cc.
Formol	25 cc.
Acide acétique glacial .	5 cc.
Ammoniaque . . .	0,50 cc.

FIXATEUR C.

Alcool à 94° . . .	100 cc.
Formol	25 cc.
Acide acétique glacial .	5 cc.
Ammoniaque . . .	0,50 cc.

Les solutions fixatrices B et C, où entre de l'ammoniaque, sont moins acides que le fixateur A. De ceci se dégage encore, semble-t-il, la conclusion que le milieu intérieur de nos vers est moins acide que celui des lombrics de Louvain.

Mais, chose curieuse, l'acidité du milieu intérieur des cellules nerveuses vient-il à s'élever par suite de modifications chimiques créées par des conditions anormales de nutrition, jeûne, le degré d'acidité de la solution fixatrice B est suffisant pour que s'ajoutant à celui du milieu intérieur, physiologique, l'imprégnation puisse s'effectuer : dans ces conditions la solution fixatrice B m'a donné des imprégnations excellentes.

La solution C, par contre, et je ne l'explique pas, ne m'a jamais donné d'imprégnation. L'alcool, élément de ce fixateur, doit provoquer dans les matières albuminoïdes du spongioplasme cellulaire, des modifications moléculaires, qui changeant la nature des albuminoïdes empêche la réaction ultérieure du nitrate avec elles.

Un autre fait qui vient corroborer cet essai d'explication du mode d'action des solutions acides de Boule, réside dans quelques résultats heureux

d'imprégnation obtenus, *avant que je ne connus la nouvelle méthode de cet auteur*, en ajoutant à la solution fixatrice formo-ammoniacale de CAJAL un peu de *tannin* (acide digallique), qui acidifiait cette solution alcaline. Plusieurs fois, cette solution formo-ammoniacale, ainsi acidifiée, me donna de bonnes imprégnations là où le fixateur formo-ammoniacal seul ne m'avait donné que des insuccès.

Voilà un ensemble de faits nous permettant de tirer la conclusion que nous avons déjà exprimée : le milieu intérieur des vers de la région où je travaille possède une réaction chimique *moins accusée* que celui des vers de Louvain : il est moins acide si celui-ci est acide, moins alcalin, si celui-ci est alcalin. C'est à cette infériorité de réaction qu'il faut attribuer la cause de nos insuccès d'imprégnation sur des vers normaux de cette région-ci. Seul un état physiologique anormal, en modifiant l'état chimique des cellules et élevant le degré chimique du milieu intérieur, ou une solution fixatrice acide, permet à la réaction argentique de se produire dans les vers de nos contrées. En un mot, la solution fixatrice acide place les vers de nos contrées dans l'état chimique acide, où les plaçaient, avant la connaissance de la nouvelle méthode de BOULE, les conditions anormales (froid, jeûne) auxquelles je soumettais les vers que je voulais imprégner.

Un second point qui découle de la discussion qui précède est que le milieu extérieur, le terrain plus acide de nos contrées, n'agit pas directement sur le milieu intérieur des vers qui habitent le sol et se nourrissent de détritus végétaux et de matières terreuses. Si, en effet, entre le milieu extérieur et le milieu intérieur des vers existait cette dépendance au point de vue de la réaction chimique, nos vers, plus acides que ceux de Louvain, devraient se laisser plus aisément imprégner que ceux de cette dernière région. L'état chimique de nos vers est en raison inverse, semble-t-il, de celui de l'ambiance, et la différence entre les deux est plus grande que celle qui existe entre ces deux mêmes facteurs, pour les vers de terre de Louvain. Autrement dit, le milieu intérieur de nos vers est *plus indépendant du milieu extérieur* que ne l'est celui des lombrics de Belgique.

Cest là, me semble-t-il, une constatation intéressante, à laquelle nous conduit, *a posteriori*, l'examen des conditions chimiques de la réaction argentique neurofibrillaire. *A priori*, on aurait pu déduire cette conclusion de la nécessité qu'il y a pour la cellule vivante, à ce que son milieu intérieur reste alcalin, ou tout au plus, légèrement acide, malgré le degré d'acidité plus élevé du milieu extérieur, « sous peine de troubles fort graves et même de destruction ».

La cellule, pourrait-on dire, se défend contre cette influence néfaste, qui tendrait à la détruire. On comprend que ce n'est là qu'une image, car c'est en dernier ressort, à des phénomèmes chimiques, de nature d'ailleurs inconnue, qu'il faut avoir recours pour l'explication de cette hypoacidité du milieu intérieur vis-à-vis de l'hyperacidité du milieu extérieur qui l'enveloppe.

Une autre constatation fort intéressante aussi, que nous a permis de faire l'examen des conditions chimiques de la réaction argentique, est, chose que l'on sait par l'expérience directe, la résistance plus grande à la fatigue des nerfs et des organes périphériques. Leur état chimique ne se modifie que très peu, puisque nul procédé n'a permis de constater « une différence dans la composition chimique d'un nerf fatigué et d'un nerf intact » [12, p. 365]. La réaction alcaline de la substance blanche ne paraît pas se modifier par l'état fonctionnel (item, p. 402), ou du moins se modifie plus lentement que la substance grise.

Si donc ceci est exact et si, dans mon hypothèse, l'imprégnation argentique, pour se produire, demande un milieu acide, les neurofibrilles des nerfs périphériques, les terminaisons motrices des muscles, les neurofibrilles des cellules sensitives et leurs prolongements, les neurofibrilles des cellules sensorielles devront se laisser imprégner plus difficilement que les neurofibrilles des cellules motrices. Or, c'est bien ce que j'ai constaté chez le lombric.

Généralement, dans les vers soumis à des conditions anormales, seul le système nerveux central, cellules ganglionnaires motrices avec leurs neurofibrilles, neurofibrilles de la substance ponctuée de Leydig, cellules ganglionnaires commissurales, se laissent imprégner par l'argent. L'imprégnation des neurofibrilles des faisceaux nerveux, bien accusée au voisinage de la chaîne ventrale, faiblit peu à peu au fur à mesure que l'on se rapproche de la périphérie, et on ne les distingue bientôt plus, ou seulement très difficilement. Sur de telles préparations, jamais, nous n'avons pu distinguer les neurofibrilles des cellules sensorielles de l'épithélium, cellules de Lenhossek, les terminaisons sensibles intraépidermiques libres, les neurofibrilles des « cellules visuelles de Hesse », des cellules « sensibles » sous-épidermiques, situées, soit sur le parcours même des nerfs circulaires, soit au carrefour sous-épidermique du nerf latéral, entre le champ musculaire médio-ventral et les champs musculaires accessoires. Bien entendu je ne parle pas de préparations où l'imprégnation était si diffuse à la périphérie

qu'on ne pouvait distinguer aucun détail de structure; il s'agit de préparations où l'épithélium se laissait nettement apercevoir, et n'apparaissait pas comme une large bordure de deuil, encerclant la section transversale de l'animal.

Les neurofibrilles des cellules sensorielles épidermiques, dont on ne connaît, à l'aide de la méthode de Golgi, que la silhouette, paraissent encore plus difficiles à prendre l'imprégnation. Ce n'est que dans des vers anormaux, fixés avec la solution acide A de Boule, que tous les détails de ces cellules sensorielles périphériques se sont dévoilés à nos yeux. Nous en parlerons plus loin.

A noter encore que ce n'est qu'avec cette solution que j'ai pu apercevoir les neurofibrilles tortueuses des tubes colossaux, dont la nature nerveuse a été si bien mise en lumière par les préparations de Boule. Jusqu'alors, je doutais de leur nature nerveuse; jamais, en effet, même dans mes meilleures préparations, où toutes les cellules ganglionnaires de la chaine ventrale, les neurofibrilles commissurales étaient parfaitement imprégnées, ces neurofibrilles des tubes colossaux ne s'étaient laissées imprégner. Vu la difficulté de leur imprégnation, je serai enclin à les considérer plutôt comme ayant une conduction centripète et non une conduction centrifuge ainsi que le pense Cajal.

Remarquons en passant que le tissu nerveux, seul, profite pour ainsi dire de l'acidité de la solution Boule; et tandis que avec la solution ammoniacale de Cajal, soit chez des vers normaux, soit chez des vers anormaux, l'imprégnation était souvent diffuse à la périphérie, avec le fixateur acide de Boule, l'imprégnation argentique se fait d'une manière plus sélective : l'argent a une tendance plus forte à ne se réduire que sur les neurofibrilles.

L'acidité expérimentale modifie donc l'état chimique des substances albuminoïdes qui constituent les neurofibrilles, comme le fait l'acidité fonctionnelle de la cellule. Le résultat est le même; le mode seul de provoquer cette acidité diffère : je la provoquais en forçant la cellule à acidifier son milieu par son fonctionnement même, par *voie expérimentale interne*, pourrait-on dire, Boule la détermine par voie *expérimentale externe;* mais vu le degré d'acidité plus élevé introduit par ce dernier procédé, les neurofibrilles des organes périphériques s'acidifiant moins rapidement que les neurofibrilles motrices par le fonctionnement, c'est ce dernier mode, celui de l'acidification expérimentale externe, qui sur les vers d'ici permet seul à l'imprégnation de se produire.

En un mot, pourrait-on dire, l'imprégnation, en même temps qu'elle manifeste les neurofibrilles, manifeste aussi, chez le lombric, la *nature* même des neurofibrilles. Les premières qui s'imprègnent sont les neurofibrilles des cellules ganglionnaires motrices, les neurofibrilles des cellules commissurales et leurs prolongements, puis viennent les neurofibrilles des nerfs moteurs, enfin en dernier lieu les neurofibrilles des cellules sensitives et sensorielles. Mais ce n'est là qu'une hypothèse que j'énonce seulement, mes expériences sur ce point demandent plus ample confirmation (1).

§ II. Modifications histologiques du réseau neurofibrillaire et du noyau cellulaire.

Préliminaires.

Depuis les observations et expériences de Cajal [5 *e*], Garcia [6], Marinesco [29 *a*], Tello [40], Marchand [28], Dagonnet [9], Donnagio [10], Dustin [11] et d'autres auteurs, on sait que les neurofibrilles peuvent subir des variations de structure, suivant les conditions physiologiques et pathologiques auxquelles sont soumises les cellules nerveuses.

C'est ainsi que Cajal et Garcia [6] ont signalé chez des animaux atteints de la rage (lapins, chiens), une très notable hypertrophie des neurofibrilles, avec formations de vastes espaces clairs, interfibrillaires, dépourvus de réseau.

Tello [40] constate chez les reptiles en état d'hibernation, une hypertrophie considérable du réseau neurofibrillaire; cette hypertrophie disparait

(1) Comme je le faisais remarquer à mon ami L. Boule, les résultats contraires que nous obtenions chacun de notre côté, avec les mêmes réactifs, rappellent ceux que deux savants, Loeb et Delage, ont obtenus à propos de la parthénogénèse artificielle, en traitant les ovules d'oursins, non fécondés, à l'aide des mêmes réactifs. Tandis que Loeb prétend que l'oxygène, des solutions hypertoniques à l'eau de mer sont des facteurs nécessaires pour provoquer le développement des ovules, Delage soutient au contraire que l'oxygène n'est pas indispensable, et que des solutions simplement isotoniques sucrées suffisent. Et l'un et l'autre auteur appuient leurs affirmations sur des preuves probantes, l'obtention exclusive des larves d'oursins, chacun avec sa méthode. Or, Delage explique ces différences de résultats en faisant remarquer que les oursins sur lesquels l'auteur américain et lui-même ont expérimenté appartiennent à des familles différentes, et vivent dans des eaux de salure différente aussi (Californie et Bretagne).

Rien d'étonnant dès lors que les mêmes facteurs ne produisent pas dans les deux régions les mêmes résultats. « La discussion qui s'est élevee entre Loeb et Delage est donc d'origine géographique ». (Rev. Scient., 1908, 5e série, t. IX, p. 252.)

lorsque la température s'élève, et le réseau neurofibrillaire apparaît constitué de fibrilles très fines et beaucoup plus nombreuses.

CAJAL [5 *e*], encore, observe sur des lapins qu'il a soumis quelques jours à la température de 10°, que les cellules de la moelle, du bulbe, présentent leurs neurofibrilles épaissies et pourvues de gros grumeaux argentophiles. De plus, les cellules nerveuses montrent une impressionnabilité différente suivant leurs espèces. Il constate enfin que l'état fusiforme et hypertrophique des neurofibrilles apparaît déjà lorsqu'on soumet des animaux de peu de jours à l'action du froid, 10°, durant une heure.

Des expériences sur la sangsue (*Hirudo medicinalis*) lui montrent que le réseau neurofibrillaire subit aussi des modifications chez les invertébrés, lorsqu'on les soumet à des conditions anormales. A une température de 30 à 35°, les neurofibrilles diminuent de grosseur, elles deviennent très fines et très pâles, comme si « dans l'hyperactivité fonctionnelle créée par le degré élevé de chaleur, presque toute la totalité de la substance argentophile s'était consumée ».

Sous l'action du froid (— 2° à — 3°, durant deux heures), au contraire, les neurofibrilles « présentèrent simplement une exagération de l'état normal, à savoir un épaississement général. La coloration fut un peu pâle », p. 28°.

Les effets de la suralimentation sur les neurofibrilles rappellent ceux produits par la chaleur.

Par l'inanition prolongée, le réticulum neurofibrillaire dégénère et se résorbe partiellement.

En résumé, dit CAJAL, « le réseau neurofibrillaire des invertébrés est excessivement variable; par suite d'un jeûne prolongé, il dégénère; il se régénère au contraire par l'alimentation; par une hyperactivité fonctionnelle la matière argentophile de ce réseau parait se consumer; le repos la rétablit. Et dans tous ces processus, non seulement la quantité de matière argentophile est variable, mais le réseau lui-même qui la renferme est sujet à changements ».

DUSTIN [11] a repris assez récemment l'étude des modifications neurofibrillaires dans les cellules nerveuses, suivant l'âge et l'activité fonctionnelle des animaux.

La première modification physiologique signalée dans l'état d'hypoactivité des cellules nerveuses est une hyperaffinité argentique. Par suite probablement d'un changement chimique qui rend la substance neurofibrillaire

plus apte à retenir sélectivement l'argent réduit des sels argentiques, cette substance se laisse plus facilement imprégner par le nitrate d'argent. Les autres modifications sont successivement, au fur à mesure que s'accentue l'état d'hypoactivité de la cellule : formation de fuseaux primitifs continus, ou épaississements en cordonnets; formation de fuseaux secondaires isolés; état grumeleux.

Outre ces modifications physiologiques, l'auteur signale la désintégration granuleuse des neurofibrilles, signe de la mort prochaine de la cellule nerveuse. Le leucocyte « neurophage » apparait souvent dans ce cas, entourant la cellule en voie de dépérissement, et prêt à s'emparer des débris cellulaires, lorsque la mort de la cellule nerveuse sera consommée.

Plus récemment encore, R. Legendre et H. Pieron [21 *a b*], étudiant sur des chiens les modifications provoquées dans les cellules nerveuses par l'insomnie expérimentale, signalent diverses particularités histologiques des cellules pyramidales des lobes frontaux, tels que : noyaux excentriques, vacuoles intraprotoplasmiques, nucléoles ectopiques, deux nucléoles égaux ou inégaux, diversement situés dans le noyau. Mais, vu les variations d'aspect des neurofibrilles que les auteurs ont constatées, par ailleurs, d'après la méthode employée, d'après les conditions physiques de l'imprégnation, etc., ils préfèrent ne pas donner de conclusions relatives à l'état des neurofibrilles dans les cellules corticales, car les modifications physiologiques et pathologiques ne leur apparaissent pas établies sûrement dans de telles conditions d'incertitude.

OBSERVATIONS.

1° *Influence du froid.*

La structure normale du réseau neurofibrillaire intraganglionnaire du lombric a déjà été décrite par plusieurs auteurs : par Apathy [1] d'abord à l'aide de sa méthode à l'or; par Cajal [5 *d*] ensuite à l'aide d'une imprégnation à l'or consécutivement à un traitement par le nitrate d'argent; en dernier lieu et tout récemment par L. Boule [4 *b*] à l'aide de la méthode à l'argent réduit de Cajal après une fixation des pièces par une solution acide.

D'après ce dernier auteur, la structure du réseau neurofibrillaire varie suivant les espèces de cellules. Pour les cellules de grande taille, « tout le corps cellulaire est occupé par un réseau neurofibrillaire condensé à la

périphérie de la cellule et autour du noyau, lâche entre ces deux zones de condensation ». « Les éléments plus petits, ceux, par exemple, qui occupent la périphérie du ganglion cérébroïde, ne présentent que quelques mailles très larges constituant un réseau sans zone de condensation », p. 48, 42.

Nous pouvons admettre cette description générale de la structure normale des cellules ganglionnaires, comme base à laquelle nous rapporterons les diverses modifications que nous avons constatées dans l'agencement et la structure des neurofibrilles, suivant les conditions physiologiques diverses auxquelles l'animal a été soumis.

Nous ferons toutefois remarquer que ce réseau neurofibrillaire dont parle cet auteur se limite, la plupart du temps, à la portion de la cellule que nous appellerons « supranucléaire », la portion « infranucléaire » étant occupée généralement par un faisceau de neurofibrilles plutôt que par un véritable réticulum.

Les observations de Dustin sur les variations du réseau neurofibrillaire pendant les divers états fonctionnels de la cellule nerveuse ont conduit cet auteur à établir un contraste entre l'aspect présenté par les neurofibrilles durant l'état d'hyperactivité cellulaire et l'état d'hypoactivité. Entre ces deux états se place l'état normal caractérisé par un réseau neurofibrillaire dit « normal ». C'est celui que Boule a décrit récemment. Chez le lombric, les états d'hyperactivité et d'hypoactivité se caractérisent-ils, comme le prétend Dustin, par une variation de ce réseau ; nous n'osons pas être trop affirmatif : nous avons constaté certainement des modifications, mais pour un même état physiologique — au moins apparemment — ces changements ne nous ont pas paru invariables; trop de circonstances physiologiques ou expérimentales peuvent influencer les résultats, pour qu'il ne nous soit pas permis de garder l'attitude, que nous avons signalée, de R. Legendre et H. Pieron. Nous voulons toutefois noter ce que nous avons observé.

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, c'est en soumettant des vers de terre de notre région à une température anormale, que nous avons pu réussir à obtenir l'imprégnation des neurofibrilles, jusque là réfractaires à la méthode au nitrate d'argent de Cajal.

Les vers en expérience avaient été soumis à une température de — 5°, pendant dix minutes (moyenne du jour : + 5°, 4; écart de température : 10°,4).

Ce qui frappe surtout au premier examen des cellules ganglionnaires, c'est l'imprégnation violente qui s'est effectuée dans tout le territoire cellu-

laire : les neurofibrilles apparaissent noires sur un fond obscur. L'argent réduit semble s'être déposé non seulement sélectivement sur les neurofibrilles, mais dans tout le liquide cellulaire où plonge le réseau spongioplasmique. Si, comme l'admettent CAJAL, DUSTIN, il y a, dans l'état d'hypoactivité de la cellule, une hyperaffinité des neurofibrilles vis-à-vis de l'argent, il faut admettre que cette hyperaffinité ne se limite pas au réseau spongioplasmique, mais s'étend aussi au liquide cellulaire ou enchylème. Autrement dit, l'imprégnation argentique se fait d'une façon plus brutale qu'à l'état normal, d'une façon plus diffuse. Un bon objectif à immersion homogène et un bon éclairage permettent cependant de suivre sans difficulté le trajet des neurofibrilles dans la cellule et de juger de leur structure.

Le noyau de la cellule, avec son nucléole, qui dans l'état normal n'apparaît pas, l'imprégnation le respectant, apparaît dans nos préparations, d'une façon singulièrement nette, dans toutes les cellules. Le nucléole ou les nucléoles particulièrement ont retenu l'argent; ils apparaissent aussi noirs que les neurofibrilles sur le fond brun-rouge du noyau.

Dans notre note préliminaire, nous signalions déjà l'hypertrophie et l'épaississement des neurofibrilles. Les FIG. 1 à 10 donnent une idée des principaux aspects que nous avons eus sous les yeux. Tandis que l'aspect du réseau des cellules, FIG. 1, 2, 3, se rapproche beaucoup du type normal, celui des cellules représentées FIG. 4-10, s'en éloigne davantage. Certains tractus des mailles du réticulum se sont épaissis, FIG. 5-8, et le réseau n'apparaît plus homogène, mais parsemé de grumeaux, d'épaississements, d'amas argentophiles. Ces structures sont réunies entre elles par les fibrilles du réticulum qui n'ont pas subi de modifications. Ce serait le stade équivalent aux « fuseaux primaires » de DUSTIN. D'autre fois, le réseau se montre uniforme, mais les neurofibrilles semblent être légèrement plus épaisses sur tout leur parcours (épaississements en cordonnets de DUSTIN).

Dans une autre série d'expériences, la première que nous ayons faite sur des lombrics (conservés dans du marc de café et pendant une semaine relativement froide), au milieu de cellules présentant des amas argentophiles plus ou moins abondants disséminés dans le réseau, FIG. 11, 12, nous avons observé deux cellules dans l'état où les montrent les deux FIG. 13, 14. Sont-elles un stade avancé du processus de ramassement de la matière argentophile (état grumeleux de DUSTIN), ou se rapportent-elles à des cellules pathologiques, en voie de désintégration granuleuse? Il semblerait que ce dernier cas est bien celui de la FIG. 14 où le territoire

cellulaire, le réseau neurofibrillaire, n'est plus représenté que par des granulations très abondantes, sauf au centre de la cellule où apparaissent encore quelques amas argentophiles. Le cylindre-axe est aussi indemne. Il est plus difficile de se prononcer pour la seconde cellule représentée FIG. 13 : la désintégration granuleuse commence à une extrémité, mais le réseau primitif se montre encore par ailleurs, quoique notablement fractionné par des amas argentophiles. Nous ne saurions dire positivement si les épaississements neurofibrillaires résident en épaississements autogènes, c'est-à-dire résultant de l'amplification de la fibrille elle-même, ou de l'accolement des neurofibrilles les unes aux autres. Les cas extrêmes, là où n'apparaissent guère plus que des amas isolés de matière argentophile, semblent plaider pour le second mode, car les neurofibrilles secondaires ou unissantes ont notablement diminué de nombre : on ne peut expliquer ceci que par leur fusionnement réciproque.

Il est à remarquer que le plus souvent les épaississements se montrent *surtout* dans la portion supranucléaire de la cellule. Il semblerait que cette zone est moins résistante à l'action des agents externes, du froid en l'espèce, que la zone infranucléaire; la perturbation première causée par cet agent se manifesterait d'abord en cette région de la cellule nerveuse, pour gagner ensuite la portion infranucléaire de la cellule [1]. Les prolongements proto-

---

[1] Il nous faut préciser ce que nous désignons par « zone infranucléaire » et « zone supranucléaire » de la cellule nerveuse chez le lombric.

Dans les cellules unipolaires, la zone infranucléaire est pour nous la portion de la cellule voisine de l'unique prolongement; c'est donc celle qui est comprise entre celui-ci et le noyau. La « zone supranucléaire » est au contraire la portion de la cellule située au-delà du noyau par rapport à l'unique prolongement.

Dans les cellules pluripolaires, bipolaires et multipolaires, nous désignons par « zone infranucléaire » la portion efférente du réseau neurofibrillaire; par « zone supranucléaire » la portion afférente de ce même réseau. Ces deux régions sont généralement faciles à distinguer l'une de l'autre, car le réticulum neurofibrillaire n'y a pas, dans l'une et l'autre le même aspect. Tandis que dans la première, les neurofibrilles sont disposées en un pinceau partant d'un prolongement cellulaire pour aboutir en ligne droite au noyau qu'il enveloppe à la façon d'un filet de ballon, dans la seconde région, au contraire, les neurofibrilles forment un véritable réseau, s'unissant entre elles par de nombreuses anastomoses. C'est cette dernière région que nous considérons comme la région des fibrilles afférentes, prolongement des neurofibrilles centripètes, tandis que la première, celle des neurofibrilles en pinceau, est la zone des fibres efférentes. Le prolongement cellulaire d'où elles émergent est donc considéré par nous comme l'axone, le cylindre-axe de la cellule nerveuse. Les autres prolongements cellulaires sont les homologues des prolongements protoplasmiques ou dendrites de la cellule nerveuse des vertébrés. Cette distinction des deux zones de la cellule nerveuse du lombric est importante, car c'est elle qui permet, à notre avis, de caractériser physiologiquement les deux espèces de prolongements.

BOULE [4b] demeure indécis « au sujet du caractère physiologique des prolongements nerveux »

plasmiques sont dépourvus d'épaississements et témoignent par là d'une résistance plus grande à l'action perturbatrice des agents externes.

Cette observation concorde parfaitement avec celle que CAJAL [5*e*] a faite sur des sangsues soumises à un jeûne prolongé. Ce savant a constaté que le réseau neurofibrillaire pouvait dégénérer et se résorber partiellement; or cette dégénération et cette résorption partielle se manifestait uniquement dans la zone supranucléaire; la portion infranucléaire montrait toujours son réseau de neurofibrilles, bien qu'épaissi.

Nos FIG. **9**, **10**, principalement la FIG. **10**, montrent (¹) avec netteté ce que nous avançons.

A propos de ces deux dernières cellules, nous voulons attirer l'attention sur l'*excentricité* marquée que présente le noyau. Elle se montre aussi manifeste dans la cellule, FIG. **12**.

Plusieurs fois, nous avons noté cette position ectopique du noyau, si toutefois nous devons considérer la position centrale comme la place du noyau dans l'état normal de la cellule nerveuse chez le lombric.

---

de la cellule nerveuse du lombric. Ne serait-ce pas parce qu'il a négligé de distinguer les deux portions de cette cellule, caractérisées, comme nous l'avons dit, par un aspect différent du réticulum neurofibrillaire? Il peut se trouver des cas, comme il s'en rencontre chez les vertébrés, où la distinction des deux sortes de prolongements est malaisée à établir, et les deux figures auxquelles cet auteur se réfère pour baser son doute, sont, en effet, embarrassantes, pour établir la distinction physiologique des prolongements cellulaires; mais ce sont là des formes de cellule plutôt rares chez le lombric. Sur plus de 6000 coupes faites, je n'ai pas noté une seule fois une cellule nerveuse possédant la forme de la figure 15 de BOULE. Généralement, la cellule possède un seul prolongement, d'où les neurofibrilles émergent en éventail, pour se porter, en gardant leur individualité, sur le noyau qu'ils enveloppent à la façon d'un ballon. Ce prolongement unique se distingue par ce trait, de tous les autres prolongements que peut avoir la cellule : les neurofibrilles de ces derniers, en effet, se disposent en réseau dès leur entrée dans la cellule. Comme par ailleurs, la cellule nerveuse ne possède qu'un cylindre-axe ou prolongement centrifuge, il y a des raisons de penser que le prolongement unique par ses caractères et que l'on rencontre dans presque toutes les cellules ganglionnaires du lombric est bien le cylindre-axe de la cellule; son rôle physiologique est dès lors bien déterminé.

(¹) On pourrait peut-être encore rapprocher cette observation de celle de MARINESCO [29*d*, p. 128], qui dans les cas de paraplégie due à des lésions différentes de la moelle épinière, a constaté, lorsque la lésion cellulaire était peu avancée, que seule la zone sous-nucléaire du réseau des cellules pyramidales géantes de la région paracentrale était atteinte; les neurofibrilles situées au voisinage du noyau étaient au contraire indemnes.

GENTES et BELLOT [13] ont fait aussi une observation à peu près semblable dans deux cas d'hémiplégie récente. Ils ont trouvé que la topographie des lésions des cellules nerveuses pyramidales dépendait de la position qu'occupait le noyau dans la cellule. Les neurofibrilles du prolongement principal et celles qui avoisinent le noyau restent intactes, dans le cas où il y a eu émigration du noyau vers le prolongement principal.

Plusieurs auteurs, dans des états physiologiques anormaux, ont noté cette position ectopique. LEGENDRE et PIERON entre autres [21 *a*] l'ont signalée dernièrement dans les cellules pyramidales des chiens insomniques. MAGINI [26] l'a aussi observée dans les cellules motrices du lobe électrique de la torpille à l'état d'excitation. Mais tandis que LEGENDRE et PIERON ont constaté que le déplacement s'effectuait « dans un sens variable, parfois suivant le grand axe de la cellule, plus souvent perpendiculairement ou obliquement à celui-ci », MAGINI trouve dans la torpille que « tous les noyaux des cellules nerveuses du lobe électrique sont transportés sur un seul et même côté du corps cellulaire, vers l'origine du prolongement cylindre-axe ».

Sans généraliser à ce point cette disposition, qui d'après les observations de ces divers auteurs semble anormale, nous devons noter que chaque fois que nous avons constaté la position excentrique du noyau, c'est toujours vers le prolongement cylindre-axile que s'effectue le déplacement de cet élément; celui-ci se place dans le cône d'émergence du cylindre-axe. Or, si nous nous rappelons l'observation que nous avons signalée plus haut, à savoir la présence d'amas argentophiles dans la zone supranucléaire ou afférente (d'où nous avons déduit l'hypothèse d'une moindre résistance de cette zone vis-à-vis des agents extérieurs), nous voyons que le noyau se comporte dans son déplacement comme s'il se portait dans la zone cellulaire la moins éprouvée physiologiquement, celle dont l'activité fonctionnelle est la plus grande [1]. Ce déplacement vers le centre le plus actif de la cellule rappellerait au premier abord celui maintes fois signalé du noyau dans les racines de plantes et les poils en voie de croissance, mais nous ne saurions dire si le noyau se déplace activement ou passivement, comme le soutiennent VAN GEHUCHTEN et LUGARO.

Comment s'est opéré ce déplacement? il est difficile de le dire sûrement. Nous n'avons nullement constaté de rupture du réseau neurofibrillaire dans les cellules qui présentent leur noyau ectopique. Pour nous, nous ne voyons pas d'impossibilité, dans notre objet, à admettre que le déplacement du noyau s'est effectué vers le prolongement cylindre-axile, par la distension des fibrilles en pinceau qui, comme nous l'avons dit, partent du

[1] C'est aussi, dans les cas relatés plus haut et observés par MARINESCO et GENTES et BELLOT, vers la partie la moins atteinte de la cellule que le noyau s'était porté, bien que dans ces cas, le déplacement se soit fait vers un prolongement protoplasmique au lieu de se faire, comme chez nous, vers le prolongement cylindre-axile.

cône d'émergence de l'axone pour venir entourer le noyau. Ces fibrilles gardent généralement leur individualité, et nulle anastomose (neurofibrilles secondaires de Cajal) ou bien peu, relativement à celles des fibrilles afférentes, ne se laisse apercevoir. Dès lors nulle difficulté à admettre un écartement de ces neurofibrilles facilitant le déplacement du noyau vers le cylindre-axe.

Bien entendu, nous ne prétendons pas dire que ce mode dans le déplacement du noyau puisse s'appliquer à tous les objets et à tous les cas où on a observé un déplacement nucléaire; les raisons qu'apporte Legendre pour combattre ce mode d'explication [20*c*], que nous inclinons à admettre pour le lombric, ces raisons sont sérieuses; mais, pour le ver de terre, vu la disposition des neurofibrilles dans cette portion de la cellule, leur valeur diminue considérablement.

Dans nos préparations de vers soumis au froid, avons-nous dit, le noyau et le nucléole se montraient particulièrement imprégnés; nous avons pu dès lors noter à leur sujet plusieurs particularités que nous voulons exposer rapidement.

Le noyau des cellules ganglionnaires du lombric est généralement très volumineux; la méthode de l'imprégnation par l'argent réduit ne permet de constater aucune trace de substance chromatique. Pour une mise au point artificiel, il apparaît sillonné de lignes plus ou moins foncées, qui ne sont que les projections des fibrilles du réseau efférent enveloppant le noyau. A son intérieur se distingue un gros nucléole, arrondi, unique le plus souvent, mais parfois aussi il peut s'en trouver deux et même jusqu'à trois dans le même noyau, comme l'ont observé Legendre et Pieron dans les chiens insomniques. Leur grosseur peut être la même ou bien être différente. Dans les préparations fortement imprégnées et où le nucléole participe à cette violente imprégnation, sa structure paraît homogène, fig. **1-10**. Dans d'autres au contraire, où l'imprégnation est moins vive, il nous est apparu composé de petites granulations en nombre et de grosseur variables. Cajal [5*a*], Ruzicka [35], Holmgren [16], Michotte [30], ont constaté la même structure dans les cellules nerveuses qu'ils ont observées.

Dans nos préparations fortement colorées, on remarque presque toujours, autour du nucléole, une auréole plus claire, fig. **1, 2, 3, 6, 7, 9, 10**. Le nucléole entouré de cette auréole nous a paru une fois divisé en deux parties, chacune de celles-ci formant un croissant bien coloré en noir, séparé par un sillon clair, fig. **15**. Ce détail semble devoir se rapprocher de

celui que CAJAL signale à propos des nucléoles des cellules de la moelle d'un lapin d'un mois. Le nucléole est apparu à cet auteur dédoublé en deux groupes de sphérules inégalement nombreuses; les croissants dont nous parlons se présentent aussi chez nous de grandeur différente. Le dépôt intense d'argent doit masquer, pensons-nous, la réelle structure de ces croissants, qui, comme le nucléole, doivent être formés d'un certain nombre de petites granulations.

Notons enfin que la position du nucléole, lorsqu'il est unique, est assez variable dans le noyau. De central tout à fait, il peut devenir excentrique jusqu'à venir s'appliquer et s'aplatir contre la membrane nucléaire, FIG. **16**, **17**, **19**, contrairement à ce que dit APATHY [1]. Ce déplacement du nucléole ne semble avoir aucun rapport avec celui que nous avons signalé pour le noyau. En ceci, nos observations ne concordent pas avec celles de MAGINI [26], qui, dans les cellules ganglionnaires du lobe électrique de la torpille, constata que « tous les nucléoles sont tous appliqués contre la membrane du noyau dans la direction du point d'émergence du filament axile ». Dans le cas de deux nucléoles, un d'eux peut être situé contre la membrane, l'autre à l'intérieur du noyau.

Souvent à côté du nucléole ou des nucléoles, on remarque d'autres corps plus petits, FIG. **2**. Seraient-ce les « corps intranucléaires accessoires » de CAJAL? Nous ne le saurions dire positivement. Leur position n'est pas comme celle de ceux-ci à une distance « quasi-invariable » du nucléole.

Une fois, sous le nucléole, dans une cellule unipolaire, FIG. **3**, nous avons noté deux petits corpuscules arrondis, placés côte à côte. Sont-ils l'équivalent de ces petits corps dont nous venons de parler, qui se seraient trouvés par hasard au voisinage l'un de l'autre, ou ont-ils une autre signification; nous ne le savons nullement.

Mais indépendamment de ces corps, nous en avons remarqué d'autres ne présentant pas la même coloration que le nucléole et les « corps intranucléaires accessoires »? Pour une certaine mise au point, ils apparaissent jaune clair, tranchant bien sur le fond café rouge du noyau. Ils réfractent la lumière; aussi croyons-nous avoir à faire à des cristaux. La FIG. **7** mon-

[1] Il semble même que la pression intranucléaire, qui force le nucléole à s'aplatir contre la membrane nucléaire, puisse provoquer l'expulsion du nucléole dans le cytoplasme; ce nucléole peut, en effet, soulever la membrane du noyau et provoquer une hernie de celle-ci dans le cytoplasme. Je n'ai cependant jamais constaté la sortie complète du nucléole et sa présence à l'état complet de liberté dans le protoplasme, comme MARINESCO l'a observé chez la chauve-souris en état d'hibernation [29d, II, p. 295].

tre un de ces cristaux ayant la forme d'un parallélipipède rectangulaire; mais leur forme ni leur nombre dans le noyau n'est régulier.

Ils peuvent être fort nombreux et fort différents, comme le montrent les FIG. **18**, **19**. Sont-ce des produits dus à l'activité de la cellule ganglionnaire, ou des dépôts accidentels? Leur place invariable dans le territoire nucléaire ne semble pas plaider pour cette dernière hypothèse? Leur pouvoir réfringent nous fait aussi écarter un dépôt d'argent. Inutile d'ajouter qu'ils ne peuvent être confondus avec les canalicules de HOLMGREN dont la position est toujours extranucléaire, dont la coloration est rouge brun ou noirâtre et qui forment des pelotons, des anses plus ou moins enchevêtrées les unes dans les autres, comme CAJAL et nous-même l'avons observé.

Nous inclinerions donc à voir dans ces cristalloïdes qui semblent analogues à ceux que SJOWAL [38] a signalés dans les ganglions spinaux du hérisson, OLMER [32] dans les cellules ganglionnaires des hirudinées, des matériaux de réserve dus à l'activité cellulaire.

D'après CESA BIANCHI [8], les cristalloïdes ne se rencontrent qu'exceptionnellement dans les cellules nerveuses, mais augmentent durant le repos hibernal; or, il est à remarquer que c'est sur un ver sacrifié au mois de mars, à une époque par conséquent où la saison est encore assez froide, que j'ai constaté ces cristalloïdes.

Toutes les cellules ne présentent pas les mêmes modifications au même degré : les unes peuvent différer considérablement de l'aspect normal; d'autres moins; d'autres enfin pas du tout; l'imprégnation peut aussi être violente sur les unes, et les neurofibrilles apparaissent bien noires; elle peut être aussi moins vive sur d'autres, qui apparaissent alors jaune rougeâtre ou, à un degré moins élevé dans l'imprégnation, jaunes. Il m'a semblé toutefois que par le *froid naturel*, l'imprégnation se faisait plus également et que les neurofibrilles apparaissaient plus uniformément teintées. Les modifications par ailleurs sont les mêmes, quoiqu'elles m'aient paru être aussi plus générales.

Les épaississements des fibrilles du réseau sont plus nombreux dans la zone de la portion supranucléaire, qui est voisine du noyau; de telle sorte que cette zone apparaît souvent dans son ensemble, et à cause des divers plans du réseau neurofibrillaire, comme une vaste tache noirâtre, dont il est difficile de faire l'analyse.

Les FIG. **20**, **21** représentent deux aspects de cellules ganglionnaires d'un ver normal, retiré de terre un jour de froid (0°), sacrifié aussitôt, et

fixé à la solution A de Boule. Le réseau n'est presque plus apparent dans la cellule, fig. **21**, sectionnée obliquement; toute la matière argentophile de la cellule se réduit à quelques grumeaux ou cordonnets sur lesquels s'est réduit l'argent.

Rien d'étonnant d'une généralité plus grande des modifications neurofibrillaires dans l'état de froid naturel, que durant un froid expérimental. Durant le premier, en effet, les réactions organiques sont toutes plus ou moins suspendues ou mieux atténuées; la nutrition est moins intense, les conditions du milieu intérieur sont les mêmes pour *toutes* les cellules; les modifications que peut provoquer dans la structure des cellules nerveuses cet affaiblissement de vie nutritive doivent être plus générales que dans le cas du froid expérimental, brusquement appliqué et relativement peu maintenu, où seules doivent présenter de tels changements les cellules dont l'activité nutritive est déjà moins intense, soit par fatigue fonctionnelle, soit pour toute autre cause.

Il nous semble intéressant, avant de passer à l'influence d'un autre agent modificateur du réseau neurofibrillaire, d'attirer l'attention sur la fig. **22** représentant une cellule ganglionnaire d'un ver tué lui aussi un jour de froid (0°), mais ayant séjourné 7 à 8 minutes dans une étuve chauffée à 25°. On n'aperçoit plus trace de grumeaux argentophiles et le réseau m'a paru beaucoup plus dense par suite de nombreuses anastomoses (fibrilles secondaires de Cajal) unissantes. Le nucléole n'a plus retenu l'argent, comme dans la cellule de la fig. **20**.

2° *Inanition.*

Les vers en expérience étaient placés sous une cloche de verre dont un petit vase rempli d'eau entretenait l'humidité intérieure. Ils étaient conservés dans une pièce dont la température moyenne était d'environ 14 degrés. Ainsi ont été évitées, pensons-nous, les altérations neurofibrillaires dépendant de la sécheresse, du manque d'eau dans les tissus, et du froid. La température modérée de la pièce exclut aussi l'action de la chaleur sur les résultats.

Pour un même temps de jeûne, les résultats peuvent ne pas être les mêmes; cela était à prévoir vu que les altérations cellulaires ne doivent commencer que lorsque l'animal a usé ses matériaux de réserve; or, la quantité de ces réserves est variable d'après les individus. De là le fait, que des individus ayant jeûné relativement peu de temps présenteront de plus

profondes modifications dans leurs cellules que des individus dont la période de jeûne a été plus prolongée.

L'aspect général des cellules, comparé à celui des animaux soumis, soit au froid naturel, soit au froid artificiel, est plus clair : l'affinité argentique de la cellule est beaucoup moins prononcée pour le nitrate d'argent : l'argent ne se réduit plus ni dans le liquide cellulaire, l'enchylème, ni sur le noyau et le nucléole. De là, un aspect clair de la cellule, les neurofibrilles tranchent bien, noires ou jaune rouge, sur le fond blanc du territoire cellulaire; de là aussi, l'invisibilité des particularités du noyau, du nucléole, que l'on n'aperçoit souvent même pas.

Ainsi que l'a observé Dustin [11] sur les sangsues, à côté de cellules dont le réseau fibrillaire présente de notables modifications, on aperçoit des cellules qui ont conservé complètement leur réticulum normal. Telle est la cellule représentée, fig. 23, prise dans la chaîne ganglionnaire d'un ver de terre ayant subi un jeûne de huit jours. Or, dans la même coupe ou la même préparation nous avons observé les différentes cellules dont les fig. 24-28 représentent le réticulum. Dans la fig. 24, le réticulum a conservé en partie sa physionomie normale; on aperçoit cependant de ci de là quelques rapprochements de fibrilles, quelques coalescences; le nombre des neurofibrilles secondaires ou unissantes a diminué : le réseau apparait à mailles plus lâches. Dans une petite cellule monopolaire, fig. 25, l'épaississement des neurofibrilles du réticulum se fait par la formation de fuseaux argentophiles ou de cordonnets. Un degré plus avancé d'hypertrophie des fibrilles donne l'aspect de la fig. 26. Pour les grosses cellules ganglionnaires, l'aspect définitif du réseau hypertrophié et fragmenté est représenté par les fig. 27, 28.

Quelques anastomoses subsistent encore entre les amas, les grumeaux, les fuseaux argentophiles, rappelant par leur présence l'ancien réticulum cellulaire.

On remarquera, dans le cas de la fig. 27, ce que nous avons fait constater à propos des modifications créées par le froid, que les modifications neurofibrillaires portent exclusivement sur le réseau supranucléaire : les fibrilles efférentes dont la réunion, au sortir de la cellule, constituera le cylindre-axe, sont entièrement libres d'épaississement. Il en est de même pour la petite cellule de la fig. 26.

Nous n'avons pas constaté chez ce ver de stades plus avancés de désintégration du réseau neurofibrillaire.

Un degré de plus et l'on aurait l'état grumeleux.

Les FIG. 29-33 représentent certains aspects présentés par des cellules ganglionnaires d'un ver de terre ayant subi cinq jours et demi de jeûne. L'épaississement dans les petites cellules est partiel, et les neurofibrilles épaissies présentent la forme de cordonnets. L'hypertrophie est surtout bien accusée dans quelques fibrilles du réseau supranucléaire de la cellule, FIG. 33. On ne pourra pas ne pas remarquer l'excentricité du noyau très volumineux qui fait hernie sur un des côtés de la cellule.

Dans la cellule, FIG. 32, la disposition suivant laquelle s'est produite l'hypertrophie des neurofibrilles semble créer deux sortes de réseaux, tels que ceux que l'on a constatés (APATHY, CAJAL) dans les cellules ganglionnaires de la sangsue. Un de ces réseaux, composé de neurofibrilles fines, occupe la région superficielle de la cellule : réseau périphérique; le second à fibrilles plus épaisses entoure le noyau : réseau périnucléaire. Des anastomoses font communiquer ces deux sortes de réticulum.

Dans une autre série d'expériences, où les vers avaient été privés pendant sept jours de toute nourriture, les cellules présentant des amas argentophiles ou l'hypertrophie des neurofibrilles sont plus rares; par contre, l'hyperaffinité de la cellule nerveuse pour le nitrate d'argent semble s'être accrue, car la cellule fixe mieux l'argent : le noyau et le nucléole paraissent imprégnés dans toutes les cellules, ce que nous n'avons observé qu'exceptionnellement dans les vers inanitiés que nous venons de voir. Le noyau a souvent perdu sa forme ronde; il est plus ovale, quelquefois concavo-convexe, quelquefois encore à contour plus ou moins régulier et couché en travers de la cellule, FIG. 34. Comme dans le cas du refroidissement, sa position dans la cellule est souvent excentrique, de même que celle du ou des nucléoles dans le noyau. Toutefois le déplacement — si déplacement il y a — a lieu vers la partie infranucléaire de la cellule.

Enfin, fait que nous n'avions pas constaté même chez le ver ayant subi 8 jours de jeûne, tout autour des cellules nerveuses, on constate de nombreux noyaux. Ce sont des neurophages comme les a appelés MARINESCO. Leurs formes sont des plus variables; les FIG. 34, 35, 36, en représentent quelques-unes, depuis la forme arrondie jusqu'à la forme la plus irrégulière. Leur grosseur est aussi des plus variables, ainsi qu'on peut le remarquer sur les mêmes figures. Ces cellules, le plus souvent, se réduisent à leur noyau (dans l'imprégnation argentique); on peut néanmoins apercevoir quelquefois un peu de protoplasme entourant celui-ci, FIG. 35 *e*.

Mais ces cellules ne sont pas, au moins toutes, comme on pourrait le croire d'abord, des cellules étrangères qui se seraient introduites dans le ganglion, attirées par un chimiotactisme positif, sous l'influence des produits toxiques produits dans la cellule par suite des troubles nutritifs qu'engendre l'état d'inanition; ce ne sont pas, en un mot, pour la plupart, des leucocytes phagocytaires qui accourent de l'extérieur pour dévorer les cellules nerveuses dégénérées; ce sont des cellules névrogliques, dont la fonction s'est modifiée dans la circonstance. Plusieurs raisons nous permettent de croire à la nature névroglique de ces cellules : 1°) la place que ces cellules occupent pour la plupart dans le ganglion et qui correspond à la position des cellules névrogliques, telle que l'a dernièrement indiquée et figurée Boule [4*b*, figure 3], en utilisant des préparations colorées au Delafield; 2°) nos noyaux cellulaires ont tous les caractères qu'indique encore le même auteur pour les cellules névrogliques : « noyau à contour très rarement sphérique et à chromatine toujours distribuée en grains disséminés sans ordre dans la vésicule nucléaire »; 3°) ces cellules, rarement visibles dans les préparations de vers traités par le froid ou dans celles de lombrics moins affaiblis par le jeûne, se montrent nombreuses et bien imprégnées dans les vers dont l'état misérable confine à l'état pathologique; or, d'après Nissl, les cellules de névroglie « deviennent plus apparentes dans les processus pathologiques » [29*d*, II, p. 468].

Nous avons dit plus haut que ces cellules, dont nous nous occupons, n'étaient pas, au moins toutes, des cellules étrangères qui se seraient fourvoyées dans le ganglion; nous admettons donc que quelques-unes au moins de ces cellules, que l'on observe au voisinage plus ou moins immédiat des cellules nerveuses, sont des leucocytes attirés dans le ganglion par un chimiotactisme positif.

En effet : 1°) nous avons rencontré certaines cellules neurophages à l'intérieur des tubes colossaux; telle la cellule figurée, fig. **36***l*, et dont la forme rappelle l'aspect typique des leucocytes (amoebocytes). Or, je ne sache pas que l'on ait observé des cellules névrogliques à l'intérieur des tubes colossaux [1]. 2°) Dans plusieurs de ces cellules, fig. **35***l*, fig. **36***l'*, nous avons observé un noyau renfermant lui-même un nucléole; comme

[1] Boule [4*b*], récemment, a noté la présence de noyaux, au sein de la substance granuleuse qui forme un second manchon aux tubes colossaux, mais l'aspect de l'élément organique que nous représentons, fig. **36***l*, ne permet pas, nous semble-t-il, de l'identifier avec le noyau que signale Boule et dont il donne une figure, *a*, fig. 20.

dans les cellules névrogliques, le noyau *seul* se laisse ordinairement apercevoir, il faut nécessairement admettre, vu cette inclusion dans le *protoplasme* cellulaire, que nous avons à faire à un autre élément organique. D'après sa position qui est variable, sa forme, son aspect, nous pensons que ces éléments ne peuvent être que des cellules lymphatiques, des leucocytes migrateurs, attirés dans le ganglion pour dévorer les cellules nerveuses mourantes et emporter leur déchet. Le gros noyau avec son nucléole, rappelant en tout point celui des cellules ganglionnaires, que nous avons plusieurs fois observé inclus dans le protoplasme de ces leucocytes « neurophages », serait des vestiges de ces cellules mortes, FIG. **35** *l*, **36** *l'*.

Nous n'avons jamais observé la pénétration des cellules névrogliques à l'intérieur des cellules nerveuses; nous pensons donc que celles-ci, ainsi que les leucocytes, ne s'emparent des débris de la cellule nerveuse que lorsque celle-ci est morte et ne peut plus se défendre. Ce que nous voyons dans la cellule *m*, FIG. **34**, nous permet encore de croire que c'est bien ainsi que se passent les choses. Cette cellule, devons-nous croire, est morte ou sur le point de mourir : son noyau a perdu sa forme, et la dégénérescence protoplasmique qui a atteint tout une moitié du protoplasme cellulaire a aussi atteint le noyau; plus trace de réseau, mais un amas informe de granules achromatiques dans cette portion du réticulum; quelques vacuoles apparaissent à la partie supérieure de la cellule. Ce n'est qu'à la partie infranucléaire de la cellule que s'aperçoivent encore quelques faibles traces de neurofibrilles. Malgré tous ces signes de dégénérescence cellulaire et de nécrose, nous ne constatons pas la pénétration dans la cellule des deux « neurophages » qui sont accolés à la cellule.

Il n'y aurait donc pas, dans le cas du lombric, « neurophagie par phagocytose »; ni cellules névrogliques, ni leucocytes ne détruiraient la cellule; celle-ci se détruirait par suite des lésions nerveuses qu'auraient créées des conditions anormales pathologiques. Il est possible enfin que les cellules névrogliques n'interviennent, en se multipliant, comme l'ont avancé plusieurs auteurs, que pour combler les vides produits dans le tissu nerveux par la mort et la disparition des cellules nerveuses; nous avons observé en effet une fois une portion du tissu ganglionnaire où toutes les cellules avaient plus ou moins disparu, occupée par un nombre considérable de cellules névrogliques.

3° *Fatigue.*

Nous avons tenté une expérience de ce genre sur le lombric. Il faut dire cependant que la manière dont nous avons opéré n'exclut pas dans les résultats l'influence d'une douleur violente et prolongée. L'animal, en effet, était maintenu serré fortement avec une pince; sous l'action de la douleur ressentie, l'animal s'agitait en de violentes contorsions, dont le résultat était de le fatiguer. Il fut maintenu en cet état durant 12 minutes, puis fixé à la solution formo-ammoniacale de Cajal, additionnée de quelques gouttes de tannin. L'imprégnation fut excellente.

Les fig. **37-39** représentent trois cellules nerveuses d'un ganglion de ce ver ainsi traité. Ce qui nous a le plus frappé dans ces préparations, c'est 1°) la régularité de l'épaississement neurofibrillaire — très léger épaississement — qui s'étend à tout le réseau neurofibrillaire. On n'observe plus de neurofibrilles secondaires ou unissantes; par suite il y a simplification du réseau qui apparaît bien clair et peu embrouillé; 2°) la présence dans de nombreuses cellules de vastes lacunes dans le réseau supranucléaire. Ce ne sont pas des vacuoles remplies de liquide, puisque les limites n'en sont point arrondies, comme cela devrait se produire sous la pression régulière et en tout point semblable d'un liquide sur les parois du vase qui le renferme.

Ce sont les fibrilles mêmes du réseau qui limitent ces lacunes; la limite de celles-ci est donc de formes très irrégulières. En faisant manœuvrer la vis micrométrique, on aperçoit à l'intérieur de ces lacunes quelques fibrilles courant à l'intérieur et réunissant les parois opposées. Boule, dans son dernier travail sur le système nerveux du lombric [4*b*], a signalé ces détails de structure; Cajal l'avait aussi fait avant lui. L'un et l'autre considèrent cette structure comme normale. Nous-même l'avons observée aussi plusieurs fois sur des vers normaux, mais pas cependant avec la même netteté et la même fréquence qu'elle a dans les préparations qui nous occupent; cela tient-il probablement à la netteté plus grande que présente le réticulum dans ces préparations, vu la disparition que j'ai déjà mentionnée des fibrilles secondaires de Cajal. D'autres expériences du genre de celles qui nous occupent seraient du reste nécessaires pour juger positivement jusqu'à quel point l'état de fatigue est la cause d'une pareille structure dans le réticulum neurofibrillaire.

Un autre fait qui nous a frappé est l'augmentation considérable de volume du nucléole, fig. **40**. Mais s'il faut en croire les constatations de Lugaro [24], Manaressi [27], Luxenburg [25], Holmgren [16], cette aug-

mentation de volume caractériserait l'activité de la cellule nerveuse, et non son état de fatigue : dans ce dernier état, en effet, d'après ces mêmes auteurs, le nucléole diminuerait au contraire de volume. Il semblerait donc, vu la concordance du dire de ces divers expérimentateurs, que les caractères sus-indiqués seraient plutôt le résultat de l'activité que de la fatigue de la cellule nerveuse : les conditions expérimentales eussent dû être plus prolongées, pour qu'à l'activité violente du lombric soumis au traitement ci-dessus mentionné, succède l'état de fatigue. Ce nucléole occupe presque tout le territoire nucléaire; sa forme peut être ronde, ovale ou irrégulière. Il apparaît constitué de granulations diversement imprégnées par l'argent : les unes sont noires, d'autres moins imprégnées, sont jaunes.

4° *Froid* et *Inanition.*

Nous n'avons fait que peu d'expériences relatives à l'action combinée de plusieurs agents nocifs, tels que le froid et l'inanition.

A cet effet, nous avons soumis à un froid de $-3°$, pendant dix minutes, un ver qui était privé de toute nourriture depuis 6 jours. Pour mieux apprécier la part revenant à chaque facteur dans les modifications, nous avons traité en même temps d'autres animaux n'ayant enduré que la privation de nourriture pendant le même laps de temps : 6 jours. Nous n'avons guère constaté de changements entre l'aspect des cellules nerveuses de ces deux lots d'animaux ainsi traités. Les modifications du réticulum neurofibrillaire et de la cellule nerveuse étaient du reste peu apparentes. Chez les vers ayant jeûné 6 jours, les neurofibrilles se montraient un peu granuleuses. Le nucléole apparaissait peu imprégné et en désintégration. Pas d'hypertrophie des neurofibrilles. Chez le ver soumis au froid après le jeûne, le nucléole apparaît au contraire plus imprégné : on y distingue deux zones concentriques diversement imprégnées; l'une et l'autre apparaissent alternativement plus brillantes ou plus obscures suivant que la mise au point s'effectue en profondeur ou en surface. Les deux FIG. *a*, *b*, **41** représentent la chose. Probablement ce contraste tient-il à la diversité de substance dont est constitué le nucléole des cellules nerveuses. On sait, en effet, d'après les recherches de LEVI [23] et de MARINESCO [29*d*, p. 176], que le nucléole des cellules nerveuses est constitué de deux substances, l'une centrale acidophile, l'autre périphérique basophile.

Nous ne pouvons pas ne pas faire remarquer que DONNAGIO [10] a con-

staté aussi cette double composition du nucléole chez des lapins soumis au froid et à l'inanition; l'une était colorée en bleu, l'autre en violet; celle-ci se trouvait à la périphérie de la première.

Le réseau neurofibrillaire des cellules ganglionnaires du ver soumis au jeûne et au froid nous a paru à peu près normal; respectivement à celui des animaux n'ayant enduré que le jeûne, il nous a paru avoir une plus grande affinité pour l'argent.

En somme, nos expériences étant trop restreintes, ne nous permettent de rien préciser relativement à l'action combinée de divers agents sur les cellules nerveuses du lombric.

§ III. Réticulum neurofibrillaire des cellules sensorielles du lombric (1).

La méthode de Golgi a permis à plusieurs auteurs [31, 41, 42, 18, 7, 22, 34*a*] de mieux étudier les cellules sensitives que, depuis Schultze [37], on savait exister en grand nombre dans l'épithélium du lombric. Mais cette méthode, en imprégnant toute la cellule dans son ensemble, n'en donnait que la silhouette et ne permettait pas de connaître la structure intime de ces cellules.

L'imprégnation argentique, à l'aide de la méthode de Cajal, modifiée par Boule, nous a permis de révéler dans ces cellules le réticulum neurofibrillaire.

Nous allons en dire un mot dans cette note.

1° *Cellules isolées ou groupées en organes.*

Le réseau nerveux de ces cellules, qu'elles soient isolées ou groupées en organes, en bourgeons sensoriels (2), est sensiblement le même pour les

(1) C'est sur des vers anormaux, ayant jeûné, que nous avons fait les observations qui vont suivre, mais les neurofibrilles ne nous ayant jamais présenté, dans les cellules sensitives périphériques, d'épaississements et autres modifications rencontrées dans les cellules ganglionnaires de la chaîne, nous tenons, malgré l'état physiologique anormal des animaux traités, la disposition neurofibrillaire décrite comme la structure normale des cellules sensitives.

(2) Dans les bourgeons sensoriels, il est une chose curieuse, déjà remarquée par Retzius à l'aide de la méthode de Golgi, il n'y a que très peu de cellules sensorielles, deux, trois, le plus souvent une seule, qui se laisse imprégner dans la méthode argentique de Cajal. Sans nulle doute, l'imprégnation doit dépendre de l'état fonctionnel de la cellule nerveuse. Ces cellules réunies sont souvent tortueuses, de telle sorte qu'il est très rare que la coupe les intéresse sur toute leur longueur, depuis la cuticule jusqu'à la base de l'épiderme, fig. **47, 48**.

deux espèces de cellules. On y peut distinguer un réseau afférent et un réseau efférent. Le premier situé à la partie la plus externe des cellules commence par le poil ou neurofibrille réceptrice. On admet généralement, après LENHOSSEK [22], RETZIUS [34*c*], HESSE [15*a*], LANGDON [19], etc., que ce poil récepteur terminal fait saillie à travers la cuticule. Nous avouons ne pas l'avoir vu : nous l'avons suivi jusque sous la cuticule, mais pas au-delà. Notre observation négative n'infirme pas, cependant, à notre avis, les observations réitérées des auteurs qui l'ont aperçu, car l'imprégnation argentique peut fort bien l'avoir respecté.

Cette neurofibrille réceptrice afférente en pénétrant dans le territoire cellulaire, dont elle est un prolongement, analogue aux dendrites des autres cellules nerveuses, se dirige sur le noyau de la cellule, FIG. **48-51**, en même temps qu'elle se subdivise à son entrée dans la cellule en plusieurs neurofibrilles. Celles-ci sont donc plus ou moins divergentes au voisinage du point où elles prennent naissance, puis leur course est parallèle plus ou moins à la direction de la fibrille, dont la portion extracellulaire forme le poil récepteur terminal. Cette neurofibrille apparaît quelquefois plus forte que les autres qui sont très fines.

On aperçoit généralement peu d'anastomoses dont la direction est perpendiculaire à la direction longitudinale des neurofibrilles. Celles-ci peuvent néanmoins en se croisant s'anastomoser sous un angle très ouvert, pour former ainsi un réticulum à mailles très allongées. Les neurofibrilles de ce réseau sont très fines.

Néanmoins, on peut rencontrer certaines cellules isolées, semblant appartenir au type de LENHOSSEK, qui présentent un superbe réseau, FIG. **56**. L'aspect réticulé ou allongé du réseau dépend, croyons-nous, de la position qu'occupe la cellule dans l'épiderme. Celui-ci est-il plus épais, par exemple dans le clitillum, la lèvre supérieure, les cellules sensorielles seront plus allongées et le réticulum lui aussi participera à cet allongement. Il sera au contraire à mailles moins longues, si la cellule est logée à un endroit où l'épithélium est peu épais.

Les neurofibrilles du réseau afférent ou récepteur aboutissent au noyau qui occupe la partie la plus renflée de la cellule, et dont le volume la remplit presqu'entièrement. Ce noyau n'a pas pris l'imprégnation ; on y distingue un petit nucléole, plus ou moins excentrique, mais jamais accolé à la membrane.

Sous le noyau commence le réseau efférent dont les neurofibrilles con-

stituantes par leur convergence et leur réunion, au moins apparente, formeront le ou les prolongements centrifuges. L'aspect de ce réseau est à peu près le même que celui du réseau afférent. Une neurofibrille court plus épaisse au milieu des autres. On peut la suivre parfois, FIG. 49$_1$, jusque dans un des prolongements.

Les prolongements basaux de la cellule sont le plus souvent au nombre de deux à leur point d'émergence de la cellule. On peut le suivre souvent cheminant côte à côte sur une grande partie de leur parcours intra-épithélial (je parle des cellules sensorielles à corps en olive, FIG. 50, dont les prolongements basaux de la cellule sont très longs dans la zone épithéliale).

Un des prolongements basaux des cellules pénètre dans la couche des muscles circulaires, soit aussitôt, soit après un certain parcours à la base de l'épithélium, par conséquent pas au même niveau que la cellule nerveuse qui lui a donné naissance et va former une fibrille centrifuge du nerf circulaire sous-épidermique.

L'autre prolongement, qui peut se diviser, va se perdre dans le plexus nerveux sous-épidermique qu'il contribue à former par ses ramifications. De quelle nature est-il, nous ne saurions le dire; nous inclinerions à le croire de nature axonique, c'est-à-dire à conduction centrifuge, et la voie réflexe de la sécrétion des cellules glandulaires qui se trouvent en si grand nombre dans l'épiderme du ver de terre. La FIG. 51 représente une de ces cellules glandulaires à sécrétion mucoïde, dont la partie basale de la cellule est entourée d'un réseau neurofibrillaire. De ce réticulum partent des fibrilles formant aussi réseau — mais réseau plus lâche — qui entoure la cupule renfermant la substance mucilagineuse de sécrétion.

2° *Cellules nerveuses de nouvelle espèce.*

A côté de ces cellules, connues depuis longtemps, nous devons mentionner d'autres cellules de nature nerveuse sans nul doute, et que nous n'avons vues mentionner par aucun des auteurs qui se sont occupés des éléments sensitifs de l'épithélium du lombric.

HAVET [14], qui a fait le dernier l'étude de ces éléments sensitifs, n'en fait pas mention.

Leur forme, leur aspect général ne permet pas de les confondre avec les autres cellules nerveuses que l'on rencontre dans l'épiderme du ver de terre, cellules de LENHOSSEK, cellules groupées des bourgeons sensoriels.

Le réseau neurofibrillaire n'est pas comme dans les cellules précitées allongé, mais véritablement réticulé, comme dans les cellules ganglionnaires de la chaîne.

Si on pouvait récuser les cellules représentées, FIG. **52**, **53**, **54**, **55**, comme pouvant s'expliquer comme des sections plus ou moins obliques des cellules de LENHOSSEK, ce que nous ne croyons pas, on ne peut guère refuser d'admettre que les cellules représentées, FIG. **57**, **58**, **59**, sont d'une tout autre espèce. Leur forme est loin d'être régulière comme on peut s'en rendre compte par l'examen des FIG. **57**, **57**^{bis}. La FIG. **58** est des plus instructives. La cellule a la forme d'un triangle; le noyau excentrique repose sur la base du triangle, celui d'où partent les prolongements cylindraxiles de la cellule. Du sommet du triangle et d'un des côtés latéraux partent deux prolongements qui se dirigent l'un et l'autre vers la cuticule. Vu leur finesse, nous croyons qu'ils ne se composent que d'une seule neurofibrille. Leur aspect est plus ou moins perlé, ainsi qu'on peut le voir sur le prolongement du sommet du triangle. L'un et l'autre se terminent librement sous la cuticule.

L'*origine* de ces prolongements ne permet pas de les confondre avec les terminaisons libres nerveuses que l'on a signalées dans l'épithélium du lombric (SMIRNOW [39], RETZIUS [34 *b*], LANGDON [19]), puisque ces dernières n'ont pas leur origine dans l'épithélium; on ne sait même pas au juste de quelles cellules elles dépendent comme prolongements périphériques. Nous lisons en effet dans SCHNEIDER, *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der wirbellosen Tiere*, p. 392 : « Die freien Terminalen dürften wohl zum Theil zu den Drüsenzellen in Beziehung stehen, also effektorischer, spez. sekretorischer, Natur sein und von Zellen des Bauchmarkes ausgehen. Andere sind wohl zweifellos receptorischer Natur und es *erscheint möglich*, dass diese zu vereinzelten Nervenzellen in Beziehung stehen, welche man im Ringnerven und in desen Zweigen antrifft. »

De la base de la cellule partent deux prolongements se dirigeant dans deux directions diamétralement opposées. Ces prolongements courent d'abord dans le plexus sous-épithélial : nous ne les avons pas vu traverser la couche des muscles circulaires. Le noyau de ces cellules est rond ou ovale et renferme un nucléole.

Nous ne pouvons rien dire de leur fonction; on peut cependant assurer que les neurofibrilles issues de ces cellules qui se terminent librement sous la cuticule sont réceptrices comme les autres terminaisons libres que l'on a déjà signalées.

Sans vouloir trancher la question de l'*origine* de ces fibres nerveuses à terminaisons libres, nous voulons en mettant sous les yeux du lecteur les FIG. **60**, **61** montrer la vraisemblance de l'hypothèse émise par SCHNEIDER dans la phrase que nous citions plus haut. De la cellule se détachent une certaine quantité de neurofibrilles qui en faisceau se dirigent vers le plexus sous-épithélial en traversant la couche des muscles circulaires. Nous inclinerions fort à considérer cette cellule comme la cellule d'où dépendent comme prolongements centripètes les fibrilles à terminaisons libres que l'on voit sur la figure en *t. l.*

En *x* se voit une de ces cellules nouvelles dont nous parlions plus haut, mais dont les prolongements périphériques ne s'aperçoivent pas en entier, la coupe ne les ayant pas intéressés sur tout leur parcours.

La cellule tripolaire du carrefour sous-épithélial, FIG. **61**, pourrait fort bien être aussi une cellule-origine des fibrilles intra-épithéliales à terminaisons libres. Certaines neurofibrilles seulement du nerf s'y rendent; d'autres traversent le carrefour sans traverser la cellule dont l'imprégnation argentique nous a révélé le réseau neurofibrillaire. Or il est à remarquer que les neurofibrilles aboutissant à ces cellules profondes, comme celles qui forment le réseau endo-cellulaire et celles qui en partent pour se diriger vers la chaîne ganglionnaire où elles se terminent dans le neuropile, ces neurofibrilles, disons-nous, sont moins épaisses, plus délicates que les neurofibrilles des cellules motrices de la chaîne. Or ce caractère de finesse les distinguerait, au dire des auteurs qui ont étudié la course des faisceaux nerveux dans le lombric, entre autres HAVET [14], des fibrilles à conduction centrifuge, à fonction motrice par conséquent. L'allure de ces dernières est moins sinueuse que celle des fibrilles sensitives; celles-ci enfin prennent moins vivement l'argent de l'imprégnation; elles apparaissent ainsi plus pâles, jaunes, à côté des fibrilles motrices qui dans les bonnes imprégnations tranchent nettement en noir sur le fond blanc ou légèrement teinté. Mais quelle que soit la fonction sensitive, quelles que soient les sensations dont ces cellules sous-épithéliales sont les centres sensoriels, leur présence sous-épidermique ne permet plus déjà au moins en partie, de rapprocher le système nerveux des olygochètes de celui des méduses comme on le voit dans certains traités d'histologie; le système nerveux des oligochètes serait tout à fait comparable à celui des polychètes.

La situation profonde de ces dernières cellules rapprocherait même en ce point le système nerveux périphérique des olygochètes de celui des cestodes et des mollusques.

3° *Cellules à fonction visuelle de Hesse.*

Mais nous ne voulons pas insister plus longuement sur ce point voulant encore signaler une cellule de fonction intéressante, dans laquelle la méthode de Cajal nous a permis de révéler les neurofibrilles : nous voulons parler des cellules à fonction visuelle de Hesse [15*b*, 15*c*], qui, depuis leur découverte, n'ont pas été étudiées à notre connaissance.

On sait que cet auteur étudiant les organes visuels chez les animaux inférieurs découvrit chez les lombricides des cellules d'aspect particulier, auxquelles il crut devoir donner la fonction visuelle. Ces cellules siègent dans l'épiderme; leur plasma est clair, leur noyau est rond, gros; à leur intérieur, et c'est là leur caractère différentiel, on remarque un corps particulier auquel Hesse a donné le nom de « Binnenkörper », puis plus tard le nom de « Phaosome ».

Cet organe varie de forme suivant les espèces de lombrics : il peut être rond, allongé, ovale, droit ou tordu, ramifié, il peut varier de forme suivant celle de la cellule qui le renferme; il peut être situé à la périphérie ou au contraire-en dessous du noyau de la cellule, quoique plus rarement.

Ces cellules demeurent toujours à une certaine profondeur dans l'épiderme. A la base de ces cellules, dit encore Hesse, on distingue un prolongement, mais la méthode de Golgi ne lui a pas permis d'imprégner ces cellules ni de suivre ce prolongement.

Dans quelques espèces, ces cellules ne sont pas limitées à la couche épidermique, mais se trouvent rassemblées en amas sous l'épiderme, dans la lèvre supérieure. Ces amas sont accolés aux rameaux nerveux de la tête, qui vont innerver l'épithélium. Ces amas peuvent comprendre suivant leur grosseur, 3,4,20 et même davantage de ces cellules visuelles. Le nerf traverse ces amas en ligne droite. Une enveloppe commune groupe ensemble toutes les cellules d'un même amas.

Ces cellules se retrouvent plus profondément encore sous l'épiderme, jusque dans le ganglion cervical; elles gisent là non loin de la surface externe.

On ne remarque pas de pigment, soit dans la cellule visuelle isolée, soit dans les amas de cellules visuelles.

Le même auteur revenant plus tard sur ces formations intra-cellulaires à fonction visuelle [15*c*], à propos des cellules visuelles dans le règne animal tout entier, remarque que la disposition avec « phaosome » forme con-

traste avec celle que l'on constate généralement chez tous les animaux pourvus d'organes visuels. De là la distinction qu'il fait dans sa classification des cellules visuelles : les cellules visuelles avec neurofibrilles se terminant librement, et les cellules visuelles avec « phaosomes ». Mais cette classification pour cet auteur n'est que provisoire, car, dit-il, il est à présumer que même dans les cellules à « phaosomes », comme dans les autres cellules du système nerveux, il existe des neurofibrilles, et ces cellules visuelles à organe particulier ne doivent pas différer fondamentalement, par l'absence de neurofibrilles à terminaisons libres, de toutes les autres cellules visuelles que l'on rencontre dans le règne animal.

Ce qui n'était qu'hypothèse pour cet auteur, hypothèse probable, devient un fait positif à la suite de nos observations. Touchant les particularités morphologiques de ces cellules visuelles, leur position soit épithéliale, soit sous-épithéliale, soit intra-ganglionnaire, nos observations concordent avec celles de Hesse.

Nous n'avons pas toutefois pu remarquer la diversité de forme que revêt le « phaosome » suivant les espèces de lombrics, vu que nos observations n'ont porté que sur une espèce. Nous n'avons pas déterminé celle-ci, mais si nous nous basons sur la forme du phaosome dans notre espèce, les animaux traités appartiendraient, soit à l'espèce *Lumbricus rubellus*, soit à l'espèce *Allolobophora fœtida*. Hesse signale en effet que dans ces deux espèces le « phaosome » n'est pas simple dans sa forme, mais qu'il est souvent allongé, et par suite tortueux; de plus il apparaît souvent une ou deux fois ramifié. Or, il n'y a qu'à jeter les yeux sur nos figures qui représentent cet organe particulier pour voir la concordance de sa structure avec la description que donne Hesse.

Ces cellules visuelles sont de formes variables, le plus souvent allongées et irrégulières comme le corps spécial qu'elles renferment. Elles sont revêtues sur toute leur surface d'un fin réseau neurofibrillaire — réseau superficiel. — Ce réseau se laisse nettement apercevoir, soit sur les cellules que l'on examine en vue superficielle, fig. 63*b*, soit sur les cellules que la section a atteintes.

Souvent en effet, vu l'irrégularité de leur surface, ce réseau a été atteint irrégulièrement par le tranchant du rasoir, et on peut sur ces cellules, fig. 64, 65, 66, 67, étudier le réseau en surface et en coupe. On s'explique ainsi le contour vague que présente la section de la surface de ces cellules, fig. 62, et qui répond à la section des mailles très serrées du réseau enveloppant superficiel.

De ce réseau superficiel partent des fibrilles qui se dirigent sur le « phaosome ». Elles forment, en se croisant et s'anastomosant entre elles, un réseau, mais beaucoup plus lâche que le précédent. A la surface du « phaosome », ces neurofibrilles forment un autre réseau très fin, semblable au premier, FIG. 63. Elles enveloppent complètement le corps spécial. En coupe transversale, ce réseau apparaît, comme le réseau superficiel de la cellule, c'est-à-dire sous forme d'une ligne vague, plus ou moins épaisse, FIG. 62. C'est probablement à cette disposition de ce réseau enveloppant le « phaosome » qu'est dû le fait constaté par HESSE : l'hématoxyline colore plus intensément la périphérie du « phaosome » que le centre.

La section du « phaosome » et l'examen ne dévoilent aucune structure dans ce corps, qui apparaît dans l'imprégnation argentique teinté en ocre jaune. Les lignes qui le sillonnent, FIG. 62, ne sont, croyons-nous, que les projections des filaments du réseau lâche endo-cellulaire.

Cependant au centre même du corps phaosomique, dans l'axe de cet organe, on aperçoit souvent une série, une succession de points noirs. A un fort grossissement et surtout dans les cellules visuelles en amas sous-épidermiques, FIG. 68, 69, ces points apparaissent distinctement, au moins certains, comme de petits filaments très sinueux, de petits tortillons.

Dans l'axe du phaosome court donc au moins une neurofibrille, mais qui, vu les sinuosités très nombreuses qu'elle fait, ne peut jamais se laisser apercevoir dans son entier; on n'en aperçoit que des sections, les points, ou de légers tronçons, les tortillons.

Existent-ils plusieurs neurofibrilles à l'intérieur du « phaosome »? En coupe longitudinale, ce corps ne présente, comme nous l'avons dit, qu'une série de tronçons, située à peu près dans l'axe du phaosome, FIG. 63, 68, 69; en coupe transversale, FIG. 67, nous en avons observé plusieurs les uns à côté des autres : ceci laisserait croire à la présence de plusieurs neurofibrilles intraphaosomiques; mais la généralité d'une seule série de tronçons alignés dans l'axe des phaosomes, FIG. 68, des cellules visuelles sous-épidermiques, nous donne à croire qu'il n'existe qu'une seule neurofibrille intraphaosomique; la présence de points côte à côte pourrait s'expliquer par la section des sinuosités très accentuées de l'unique neurofibrille.

Cette neurofibrille doit être réunie par des anastomoses au réseau périphaosomique; nous n'en avons pas toutefois observées dans les cellules visuelles sous-épidermiques, FIG. 68, 69, où cependant apparaissaient bien nettement la neurofibrille visuelle réceptrice. Peut-être que les points noirs que l'on remarque FIG. 62, précisément dans l'axe du phaosome, sont les

points anastomotiques par où la neurofibrille intraphaosomique s'unit au réseau périphaosomique. On comprend que la superposition des divers réseaux dans ces cellules visuelles puisse rendre l'examen difficile.

En résumé, croyons-nous, au milieu du « phaosome » des cellules visuelles, court une neurofibrille tortueuse, qui serait réunie par des anastomoses au réseau périphaosomique, par lui au réseau superficiel de la cellule, par ce dernier enfin aux neurofibrilles des prolongements nerveux centrifuges qui se dirigent dans les faisceaux nerveux vers les cellules ganglionnaires de la chaîne ou aux cellules ganglionnaires du cerveau. L'excitant lumineux impressionnerait seul la neurofibrille intraphaosomique; cette excitation première serait transmise aux centres par l'intermédiaire de ces divers réseaux et de leurs neurofibrilles.

Ainsi donc, comme le supposait Hesse, les cellules visuelles à corps interne, autrement dit à « phaosomes », ne diffère pas essentiellement des cellules visuelles à terminaisons neurofibrillaires libres; en elles aussi existent une neurofibrille, élément récepteur de l'excitant lumineux. Ce ne serait pas, à proprement parler, le « phaosome » qui servirait à la perception lumineuse, comme le pense Hesse, ce corps n'aurait qu'une fonction accessoire dans la perception lumineuse; il servirait soit d'isolant, soit d'appareil protecteur, soit d'organe concentrant les rayons lumineux, soit toute autre fonction à propos de laquelle on ne peut faire que des conjonctures.

Il n'existe pas de pigment, d'après Hesse, autour de ces cellules visuelles; et nous-même n'en avons pas constaté dans les cellules visuelles situées dans l'épiderme; mais dans les « Lichtzellenknoten » ou les amas de cellules visuelles sous-épithéliales nous avons constaté une fois, fig. 69, une aggrégation de corpuscules de couleur sombre que je n'oserais qualifier de pigmentaires, mais qui, vu leur disposition à l'intérieur de l'amas et seulement à la périphérie du groupement, nous a immédiatement fait songer à un amas de corps pigmentaires. Quelle est véritablement la nature de ces grains, quelle est leur fonction? Nous l'ignorons complètement; nous nous bornons donc à les signaler.

Nous n'avons que peu de chose à dire de la structure des amas de cellules visuelles, dont l'aspect sur les branches nerveuses qui se distribuent à l'épiderme de la lèvre supérieure rappelle celui d'excroissances sur les rameaux des plantes.

Les fig. 68, 69, que nous donnons de ces amas sont des sections perpendiculaires à la direction du rameau nerveux principal sur le parcours duquel sont situées les excroissances. En *p*, fig. 68, on voit une neuro-

fibrille se détacher d'une des neurofibrilles du nerf pour se rendre vers une cellule visuelle. A la périphérie de celle-ci, cette neurofibrille se subdivise en un grand nombre de ramifications qui forme le plexus superficiel. Des fibrilles partent de ce plexus pour se rendre sur le phaosome, et de là à la neurofibrille courant dans son intérieur. Les fibrilles unissantes ne sont que peu visibles, mais la structure des cellules visuelles intra-épithéliales où elles étaient bien imprégnées, nous explique la disposition qu'elles doivent avoir dans les amas sous-épithéliaux.

Nous avons pu remarquer dans le ganglion cervical quelques-unes de ces cellules visuelles comme l'indique Hesse, mais l'imprégnation n'était pas assez nette pour nous permettre d'apercevoir les neurofibrilles; nous ne doutons pas que la disposition soit la même que dans les cellules visuelles intra-épithéliales et sous-épithéliales.

APPENDICE.

Sur les neurofibrilles dans le système nerveux sympathique du lombric.

Dans notre note préliminaire, nous avons indiqué que la méthode de Cajal nous avait permis d'imprégner, dans des vers soumis au froid artificiel, non seulement les neurofibrilles des cellules ganglionnaires, mais aussi celles des cellules ganglionnaires du système nerveux sympathique du lombric. La méthode de Boule nous a révélé comme à cet auteur lui-même les mêmes neurofibrilles. Nous n'avons guère insisté dans leur examen; nous voulons toutefois noter ici quelques particularités de ces cellules et en donner quelques figures.

Ces cellules sont situées dans le tissu conjonctif sous-endothélial de l'intestin, à la base des replis longitudinaux. Leur nombre est très considérable, puisque nous en avons compté une vingtaine environ sur une seule section transversale. Elles sont isolées ou groupées. Leur grosseur est variable : une des plus petites que nous ayons mesurées avait 7 μ, fig. **45**. Celles que nous avons dessinées et qu'on peut considérer comme des grandes mesurent 16, fig. **42**, **44**, 18, fig. **43**, 20 μ, fig. **46**. Elles sont donc moins grandes que celles qu'Azoulay [2] a découvertes dans le tissu conjonctif entourant le tube gastrique de la sangsue; mais la forme est comme chez celle-ci le plus souvent piriforme. On en trouve cependant de sphé-

riques, FIG. 45. Elles sont du type multipolaire, comme celles de la sangsue. La position qu'elles affectent généralement est telle que leur grand axe est perpendiculaire à la lumière de l'intestin, dirigé par conséquent suivant son rayon. Cependant on en trouve dont le grand axe a pivoté de 90°, dont la position est par suite perpendiculaire au rayon, FIG. 44. A l'intérieur de la cellule, les neurofibrilles forment un réseau à mailles larges, bien ouvert, moins embrouillé que celui des cellules ganglionnaires du système nerveux central. Le froid ne semble pas avoir fait sentir son influence sur les neurofibrilles qui constituent ce réseau endocellulaire : on n'y remarque, en effet, aucun grumeau ou épaississement tel que ceux que nous avons observés dans les cellules de la chaîne ganglionnaire : il est très uniforme dans toute son étendue. Ce réseau est constitué comme dans celles-ci par l'entrelacement des neurofibrilles provenant des prolongements afférents ou centripètes, qui s'anastomosent les unes les autres, se bifurquent et remplissent ainsi toute la portion supranucléaire de la cellule. Les prolongements efférents dont la réunion forme le prolongement cylindraxile partent de la région circumavoisinant le noyau. Leur course, à partir de cette région, est comme dans les cellules de la chaîne, généralement directe et convergente vers l'axone. Les petites cellules semblent être plutôt unipolaires, les grandes pluripolaires.

On distingue parfois dans le réseau des fibrilles plus fortes, mais leur rareté, leur peu d'importance relativement à l'ensemble, ne nous permet pas de croire que nous puissions distinguer, pas plus d'ailleurs que dans les cellules de la chaîne nerveuse, deux sortes de réseau comme dans les cellules nerveuses intestinales de la sangsue : un réseau périphérique et un autre périnucléaire.

Les prolongements afférents proviennent de la couche des muscles longitudinaux de l'intestin : ils traversent par conséquent la couche des muscles circulaires avant d'aboutir aux cellules. Dans la couche des muscles longitudinaux, l'imprégnation est beaucoup plus faible; aussi le parcours des neurofibrilles est-il difficile à suivre.

Les prolongements axoniques semblent former un plexus circulaire situé à la limite externe de la zone du tissu conjonctif qui entoure l'intestin, FIG. 46.

Notons enfin en terminant le volume très gros du noyau de ces cellules, qui renferme aussi, comme les cellules ganglionnaires, un nucléole constitué de granules.

CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ.

1. Chez le *Lombric*, l'imprégnation argentique des neurofibrilles, pour se produire, demande un milieu acide : le nitrate d'argent, pour se fixer d'une façon sélective sur le spongioplasme des cellules nerveuses et sur les substances albuminoïdes constituant les prolongements, pour former avec elles, comme le pense CAJAL, des combinaisons argentico-organiques, réductibles par des réducteurs neutres, le nitrate d'argent, dis-je, demande à ce que ces substances albuminoïdes soient en milieu acide.

2. Un tel milieu peut être créé, soit par le fonctionnement même de la cellule nerveuse dans des conditions anormales, fatigue, inanition, froid, et alors la solution fixatrice formo-ammoniacale de CAJAL n'agira que comme *fixatrice* des tissus, soit par voie expérimentale externe, en utilisant une solution fixatrice acide. Celle-ci agira alors et comme *fixatrice* des tissus *et* comme solution *préparatrice* de la réaction qui va suivre, c'est-à-dire de l'imprégnation argentique.

3. Ce milieu acide intérieur doit probablement modifier la nature même des substances albuminoïdes composant la trame du spongioplasme de la cellule nerveuse, et c'est probablement à ces modifications moléculaires de la substance organique, qu'il faille en dernier ressort attribuer l'action sélective du nitrate d'argent pour les neurofibrilles.

4. La difficulté plus ou moins grande qu'on éprouve à imprégner les neurofibrilles des différentes portions du système nerveux du lombric proviendrait peut-être de la nature fonctionnelle de ces différentes portions; leur fonction nous serait dès lors révélée par ce fait même.

5. Dans le cas du froid, l'hyperaffinité argentique paraît s'accroître pour la cellule tout entière, qui retient énergiquement l'argent.

6. Les épaississements provoqués, semble-t-il, par cet agent, fuseaux primaires, épaississements en cordonnets, apparaissent surtout dans la portion supranucléaire de la cellule, qui semblerait dès lors moins résistante que la portion infranucléaire.

7. Le noyau apparaît souvent très excentrique. Le nucléole, unique ou multiple, peut participer à cette excentricité. Il se montre parfois constitué de petites granulations.

8. A côté du nucléole se remarquent assez souvent quelques petits corpuscules; peut-être sont-ce les « corps intranucléaires accessoires » de CAJAL ?

9. Parfois, on peut remarquer aussi dans le noyau des cristalloïdes, matériaux de réserve probablement.

10. Les modifications, que l'on observe dans le cas du froid naturel, nous ont paru plus générales que dans le froid expérimental.

11. Dans l'inanition, l'affinité argentique de la cellule est beaucoup moins prononcée pour le nitrate d'argent. Le nucléole ne s'aperçoit souvent pas.

12. Les modifications sont assez restreintes et variables suivant l'individu en expérience.

13. On constate parfois de nombreuses cellules « neurophages » autour des cellules ganglionnaires en voie de dépérissement. Ces cellules neurophagiques sont de deux espèces : les unes de nature névroglique, les autres de nature leucocytaire.

14. Dans le cas de fatigue, l'épaississement neurofibrillaire semble être plus régulier et le réseau endocellulaire moins embrouillé, par suite de la disparition des fibrilles secondaires du réticulum. On remarque souvent dans ce réseau la présence de vastes lacunes.

15. Le volume du nucléole apparaît beaucoup plus considérable.

16. Nos expériences relatives à l'action combinée des deux agents, froid et jeûne, ont été très peu nombreuses : elles ne nous ont donné rien de précis touchant les modifications des neurofibrilles.

17. Les cellules sensorielles, soit isolées, soit groupées en organes, renferment comme les cellules ganglionnaires des neurofibrilles disposées en réticulum. Ce réseau varie d'aspect suivant la situation de ces cellules dans l'épiderme; il est plus ou moins allongé. La neurofibrille formant le poil récepteur semble conserver son indépendance jusqu'au noyau de la cellule sensorielle. De la base de ces cellules se détachent deux prolongements : l'un pénètre dans la couche des muscles circulaires, l'autre contribue à former le plexus nerveux sous-épidermique.

18. Dans l'épithélium se remarquent d'autres cellules nerveuses non mentionnées encore par les auteurs. Leur forme, leur aspect général, les prolongements qu'elles envoient dans l'épithélium lui-même, où ils se terminent librement, ne permettent pas de les confondre avec les autres cellules sensorielles précitées.

19. L'imprégnation argentique nous a révélé aussi le réseau neurofibrillaire des cellules nerveuses sensitives, qui gisent, d'une part, dans l'anneau nerveux courant entre les deux couches musculaires du tégument

externe, d'autre part, dans le carrefour sous-épithélial de ce même anneau nerveux.

20. Ces cellules nerveuses profondes, origine peut-être des terminaisons sensorielles libres intra-épidermiques, permettent de rapprocher le système nerveux des Oligochètes de celui des Polychètes, des Cestodes et des Mollusques.

21. L'imprégnation argentique nous a révélé les neurofibrilles des cellules à fonction visuelle de Hesse. Ces cellules visuelles de forme variable renferment un corps spécial, dit « phaosome ». Elles sont revêtues sur toute leur surface d'un fin réseau neurofibrillaire. Le « phaosome » est lui-même entouré d'un autre réseau de neurofibrilles. Des anastomoses réunissent ces deux réseaux au travers du territoire cellulaire.

22. Dans l'axe du « phaosome » court au moins une neurofibrille. Ce serait la neurofibrille réceptrice de l'excitant lumineux.

23. La même méthode à l'argent de Cajal nous a enfin manifesté les neurofibrilles du sympathique du lombric. Le réseau neurofibrillaire des cellules de ce système est très régulier. Les petites cellules semblent être plutôt unipolaires, les grandes, pluripolaires.

BIBLIOGRAPHIE.

1 *Apathy, S.* : Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen; Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel, Bd. XII, H. 4, 1897.

2 *Azoulay, M. L.* : Les neurofibrilles dans les cellules nerveuses situées autour du tube digestif de la sangsue; C. R. Soc. Biol., 12 mars 1904.

3 *Bethe* : Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, 1903.

4 a *Boule, L.* : L'imprégnation des éléments nerveux du lombric par le nitrate d'argent; Le Névraxe, vol. IX, fasc. 3.

b Recherches sur le système nerveux central normal du lombric; Ibid., vol. X.

5 a *Cajal, R. S.* : Un sencillo metodo de coloracion selectiva del reticulo protoplasmico y sus effectos en los diversos organos nerviosos; Trabajos del labor. de invest. Biol. de la Univers. de Madrid, tome II, 1903.

b Algunos metodos de coloracion de los cylindros ejes neurofibrillas y nidos nerviosos; Ibid., t. III, 1904.

c Variaciones morfologicas, normales y patologicas del reticulo neurofibrillar; Ibid., t. III, 1904.

d Neuroglia y neurofibrillas del lumbricus; Ibid., t. III, 1904.

e Variaciones morfologicas del reticulo nervioso de invertebrados y vertebrados sometidas a la accion de condiciones naturales (nota preventiva); Ibid., t. III, 1904.

6 *Cajal et Garcia* : Las lesiones del reticulo de los cellulos nerviosos en la rabia; Ibid., t. III, 1904.

7 *Cerfontaine* : Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du lombric terrestre; Arch. de biol. (Van Beneden), vol. X.

8 *Cesa-Bianchi* : Le inclusioni del protoplasma della cellula nervosa gangliare; Arch di Anat. e di Embriol., vol. VI, 1907.

9 *Dagonet* : La persistance des neurofibrilles dans la paralysie générale; C. R. Soc. Biol., 1904.

10 *Donnagio* : Effetti dell'azione combinata del degiuno e del freddo sui centri nervosi di mammiferi adulti. Modena, 1906.

11 *Dustin, A. P.* : Contribution à l'étude de l'influence de l'âge et de l'activité fonctionnelle sur le neurone; Annales de la soc. roy. des sc. médic. et nat. de Bruxelles, t. XV, 1906, cité d'après Pieron : La plasticité fonctionnelle du neurone; Revue scientifique, 1er semestre, 1906, pp. 757 à 760. — *Policard, M. A.* : Sur la structure de la cellule nerveuse pendant ses divers états fonctionnels; Presse médicale, 8 mai 1907. — *Legendre, R.* : Variations de structure de la cellule nerveuse; Presse médicale, 11 septembre 1907.

12 *Fredericq et Nuel* . Eléments de physiologie humaine; Masson, édit. Paris, 1899.

13 *Gentes et Bellot* : Altérations des neurofibrilles des cellules pyramidales dans l'hémiplégie; C. R. Soc. de biol., 27 janvier 1907.

14 *Havet, J.* : Structure du système nerveux des annélides; La Cellule, t. XVII, 1899.

15 a *Hesse, R.* : Zur vergleichenden Anatomie der Oligochæten; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII, 1894.

b Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden; Ibid., Bd. LXI, 1896.

c Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren, VIII. Weitere Thatsachen, allgemeines; Ibid. Bd. LXXII, 1902.

16 *Holmgren* : Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen; Anatom. Hefte, Bd. XV, 1900.

17 *Kowalski, J.* : De l'imprégnation par la méthode à l'argent réduit de Cajal des neurofibrilles du Lombricus consécutivement à l'action du froid; Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux, Séance du 24 octobre 1907.

18 *Kulagin, N.* : Zur Anatomie und Systematik der in Russland vorkommenden Famillie Lumbricidæ. Vorl. Mittheil.; Zool. Anz., Bd. XI, 1888.

19 *Langdon, E.* : The sense organs of Lumbricus agricola; Anat. Anz., t. X, 1895.

20 a *Legendre, R.* : Diverses causes de variations d'aspect des neurofibrilles intracellulaires; C. R. Soc. de Biol., 1 juin 1907.

b Disposition des neurofibrilles dans les cellules à noyau ectopique; C. R. Soc. de Biol., 8 juin 1907.

c Variations de structure de la cellule nerveuse; Presse médicale, 11 septembre 1907.

21 a *Legendre, R., et Pieron, H.* : Les rapports entre les conditions physiologiques et les modifications histologiques des cellules cérébrales dans l'insomnie expérimentale; C. R. Soc. de Biol., 23 février 1907.

b Retour à l'état normal des cellules nerveuses après les modifications provoquées par l'insomnie expérimentale; C. R. Soc. de Biol., 1 juin 1907.

22 *Lenhossek, M.* : Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus; Arch. f. mikr Anat., Bd. XXXIX, 1892.

23 *Levi, G.* : Considerazioni sulla struttura del nucleo della cellula nervosa; Riv. di Patol. nerv. e ment., 1898.

24 *Lugaro* : Le modificazioni della cellula nervosa ne' diversi stati funzionali; Sperimentale, vol. LXIX, n° 2.

25 *Luxenburg* : Ueber morphologische Veränderungen der Vorderhornzellen des Rückenmarks während der Thätigkeit; Neur. Centr., 1899.

26 *Magini* : L'orientation des nucléoles des cellules nerveuses motrices dans le lobe électrique de la torpille; Arch. ital. de Biol., 1894-1895; cité d'après Renaut : Traité d'histologie pratique, t II, p. 792.

27 *Manaressi* : Modificazioni del nucleolo delle cellule nervose per avvelenamento stricnico et cloroformico; Riv di Patol. nervose e ment , 1896, n° 7.

28 *Marchand* : Lésions des neurofibrilles des cellules pyramidales dans quelques maladies mentales; C. R. Soc. de Biol., 1904.

29 a *Marinesco* : Recherches sur la structure de la partie fibrillaire des cellules nerveuses à l'état normal et pathologique; Rev. neur., 1904, n° 9

b Nouvelles recherches sur les neurofibrilles; Rev. neur , 1904, n° 15.

c Lésions des neurofibrilles dans certains états pathologiques; Jour. de Neur., 1905, n° 5.

d La cellule nerveuse. Doin., édit , 2 vol., Paris, 1909.

30 *Michotte* : Contribution à l'étude de l'histologie fine de la cellule nerveuse; Bull. Acad. royale de médecine de Belgique, 1904.

31 *Mojsisovics, A. V.* : Ueber den Bau der Lumbricidenhypodermis; Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. LXIII, 1881.

32 *Olmer* : Recherches sur les granulations de la cellule nerveuse. Lyon, 1901.

33 *Prenant, Bouin et Maillard* : Traité d'histologie, t. 1.

34 a *Retzius, G.* : Das Nervensystem der Lumbriciden; Biol. Unters., neue Folge, Bd. III, 1892.

b Die Smirnow'schen freien Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms; Anat. Anz., Bd. X, 1895.

c Zur Kentniss des sensibeln und des sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken; Biol. Unters., neue Folge, Bd. IX, 1900.

35 *Ruzicka* : Zur Geschichte und Kentniss der feineren Structur der Nucleolen centralen Nervenzellen; Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.

36 *Sand* : La Neurophagie. Bruxelles, 1906.

37 *Schultze, M.* : Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina; Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, 1867.

38 *Sjowall* : Ueber die Spinalganglienzellen des Igels. Ein neuer Befund von Krystalloiden Bildungen in Nervenzellen; Anat. Hefte, 1901.

39 *Smirnow, A.* : Ueber freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms; Anat. Anz., Bd. IX, 1894.

40 *Tello, F.* : Las Neurofibrillas en los vertebrados inferiores; Trab. del lab. de Univ. de Madrid, t. III, 1904.

41 *Ude, H.*, : Die Rückenporen der terricolen Oligochæten; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIII.

42 *Vejdovsky* : System und Morphologie der Oligochæten. Prag, 1884.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire à la hauteur de la platine du microscope, système optique : Immersion homogène, semi-apochromatique 1/15 *de* KORITZKA × *par le numéro de l'oculaire compensateur indiqué à chaque figure.*

a = axone, d = dendrites, c a = corpuscules accessoires.

FIG. **1**. Oc. 8; froid artificiel, — 5°; fix., formol ammoniacal de CAJAL. Cellules dont le réseau est peu modifié.

FIG. **2**. Oc. 8; froid artif., — 5°; fix., form am. de CAJAL; *a.*, axone; *d.*, dendrites; *c a*, corpuscules accessoires; réseau très légèrement modifié.

FIG. **3**. Oc. 6; froid artif , — 5°; fix., form. am. de CAJAL; réseau présentant quelques épaississements de ses mailles; *c a*, corpuscules accessoires (?) placés côte à côte.

FIG. **4**. Oc. 6; froid artif., — 5°; fix., form. am. de CAJAL; cellules bipolaires. Le noyau est excentrique; *a.*, axone.

FIG. **5**. Oc. 8; froid artif., — 5°; fix., form. am. de CAJAL; cellule pluripolaire. Réseau avec fuseaux primitifs Excentricité du noyau, situé près de l'axone, *a*. Les dendrites se distinguent de l'axone par l'aspect réticulé du réseau que forment leurs neurofibrilles au débouché dans la cellule.

FIG. **6**. Oc. 6; froid artif., — 5°; fix., form. am. de CAJAL; quelques épaississements partiels du réseau.

FIG. **7**. Oc. 8; froid artif., — 5°; fix., form. am. de CAJAL; épaississements fusiformes plus prononcés; *c*, cristalloïde.

Le noyau de la cellule 2 est plus volumineux que celui des cellules 1, 3, 4, et plus dans le cône d'émergence du cylindre-axe. Au dessus se remarque une zone plus claire, de forme convexe comme le noyau, semblant marquer la place occupée primitivement par le noyau.

FIG. **8**. Oc. 12; froid artif., — 5°; fix., formol amm. Grosse cellule de la chaîne, avec épaississements en cordonnets autour du noyau; quelques épaississements fusiformes dans la portion supra-nucléaire du réseau.

FIG. **9**. Oc. 6; froid artif., — 5°; fix., form. am. de CAJAL. Epaississements réguliers et fusiformes de la partie supranucléaire du réseau. Excentricité du noyau qui se trouve dans le cône du cylindre-axe.

FIG. **10**. Oc 8; froid artif., — 5°; fix., form. am de CAJAL; 2 cellules tripolaires situées symétriquement de part et d'autre du raphé médian du ganglion. On remarquera l'excentricité bien marquée du noyau, qui est placé toujours dans le cône d'émergence de l'axone *a*. On remarquera, dans une des cellules, l'hypertrophie du réseau supranucléaire, dans l'autre, l'achromatose de la même région du réseau. La zone infranucléaire comme celle des prolongements dendritiques est dépourvu d'épaississements.

FIG. **11**. Oc. 8; froid naturel (conservation dans du marc de café); fix., form. am. de CAJAL; vue superficielle d'une cellule ganglionnaire. Quelques grumeaux argentophiles dans les mailles du réseau, qui par ailleurs est bien homogène et normal.

FIG. **12**. Oc. 8; froid naturel (conservation dans du marc de café); fix., form. am. de CAJAL. Les grumeaux argentophiles sont plus gros; formation de fuseaux fibrillaires.

FIG. **13**. Oc. 6; froid naturel (conservation dans du marc de café); fix., form. am. de CAJAL. Grosse cellule ganglionnaire Destruction du réseau et ramassement de la substance argentophile en quelques grumeaux ou amas informes réunis toujours par des tractus neurofibrillaires normaux. A la partie opposée à l'axone, désintégration granuleuse. Excentricité du noyau.

FIG. **14**. Oc. 6; froid naturel (conservation dans du marc de café); fix., form. am. de CAJAL. Désintégration granuleuse complète du réseau neurofibrillaire. Toute la substance argentophile est ramassée en quelques amas réunis par quelques rares anastomoses. L'axone est indemne jusqu'à son entrée dans la cellule.

FIG. **15**. Oc. 8; froid artif., — 5°; fix., form. am. de CAJAL. Excentricité très prononcée du noyau, qui s'est déplacé vers le prolongement cylindraxile. Dédoublement du nucléole en deux demi-lunes, entourées l'une et l'autre de la même auréole claire qui environnait le nucléole unique des figures précédentes.

FIG. **16**. Oc. 8; froid art., — 5°; fix., form. am. de CAJAL. Aplatissement du nucléole contre la membrane nucléaire.

FIG. **17**. Oc. 6; froid art., — 5°; fix., form. am. de CAJAL. Excentricité du nucléole dans le noyau; il est venu au contact de la membrane.

FIG. **18**. Oc. 6; ver normal; fix., form. am. de CAJAL. Les neurofibrilles n'ont pas pris l'imprégnation argentique Seuls les canalicules de HOLMGREN, *h*, sont visibles dans la région supranucléaire du réticulum. — Dans le noyau, *cr.*, cristalloïdes.

FIG. **19**. Oc. 6; ver normal; fix., form. am. de CAJAL. Pas d'imprégnation neurofibrillaire. Canalicules de HOLMGREN, *h*; *cr.*, cristalloïdes; *n.*, nucléole aplati contre la membrane.

FIG. **20**. Oc. 8; ver normal, sacrifié jour de froid (0°). Fix., sol. BOULE A. Amas argentophiles dans le réseau supranucléaire, la portion infranucléaire, libre d'épaississements. Noyau et nucléole légèrement imprégnés par l'argent (comparer FIG. **12**).

FIG. **21**. Oc. 8; ver normal, sacrifié jour de froid (0°). Fix., sol. BOULE A. Réseau neurofibrillaire vaguement imprégné; quelques gros amas argentophiles gisent dans son milieu (comparer FIG. **13**).

FIG. **22**. Oc. 8; ver normal, sacrifié un jour de froid, mais auparavant réchauffé 8 minutes dans une étuve 25°. Réseau très dense et sans hypertrophie des neurofibrilles. C'est l'aspect normal. Hypoaffinité argentique du noyau et du nucléole, qui n'ont pas été imprégnés.

FIG. **23**. Oc. 8; ver ayant jeûné 8 jours; fix., form. am. de CAJAL. Réseau normal. Faible affinité argentique du noyau et du nucléole, qui apparaissent faiblement teintés.

FIG. **24**. Oc. 12; ver ayant jeûné 8 jours; fix., form. am. de CAJAL. Rapprochement et fusionnement des neurofibrilles du réseau, d'où l'aspect plus lâche du réticulum.

FIG. **25**. Oc. 12; ver ayant jeûné 8 jours; fix., form. am. de CAJAL. Epaississements en cordonnets de presque toutes les neurofibrilles du réseau.

FIG. **26**. Oc. 12; ver ayant jeûné 8 jours; fix , form. am. de CAJAL. Autre aspect du réticulum. Amas argentophiles et fuseaux primitifs.

FIG. **27**. Oc. 12; ver ayant jeûné 8 jours; fix., form. am. de CAJAL. Aspect plus avancé de l'aggrégation des neurofibrilles en amas, fuseaux argentophiles. La région infranucléaire indemne complètement, et libre de toute hypertrophie neurofibrillaire.

FIG. **28**. Oc. 12; ver ayant jeûné 8 jours; fix., form. am. de CAJAL. Autre aspect du réticulum neurofibrillaire hypertrophié. On distingue moins l'aspect du réseau primitif.

FIG. **29**. Oc. 12; ver ayant jeûné 5 jours 1/2; fix., form. am. de CAJAL (à la solution d'imprégnation d'azotate d'argent a été ajouté un peu de tannin). Grosse cellule bipolaire. Légers épaississements partiels du réseau, comparer FIG. **23**.

FIG. **30**. Oc. 12; ver ayant jeûné 5 jours 1/2 (même méthode que FIG. **29**). Epaississements en cordonnets. Simplification du réticulum.

FIG. **31**. Oc. 12; ver ayant jeûné 5 jours 1/2 (traitement comme FIG. **29**). Réduction des neurofibrilles du réticulum. Epaississement partiel de celui-ci.

FIG. **32**. Oc. 12; ver ayant jeûné 5 jours 1/2 (traitement comme FIG. **29**). L'épaississement s'est produit dans le voisinage seulement de la région nucléaire, dessinant ainsi comme deux réseaux, un à fibrilles minces, l'autre à fibrilles plus épaisses, comme dans les cellules ganglionnaires de la sangsue.

FIG. **33**. Oc. 12; ver ayant jeûné 5 jours 1/2 (traitement comme FIG. **29**). Autre aspect du réticulum, mais dont certaines neurofibrilles sont considérablement hypertrophiées.

Dans toutes ces cellules (FIG. **29** à **33**), l'hypertrophie se produit en respectant les mailles du réseau.

FIG. **34**. Oc. 4; ver de Louvain, ayant jeûné 7 jours; fix., form. am. de CAJAL. Partie d'un ganglion de la chaîne nerveuse. Les cellules laissent apercevoir mal leurs neurofibrilles, achromatose du cytoplasme; elles semblent fort atteintes pars uite des troubles nutritifs de l'inanition, vacuoles, *v*; état granuleux, *gr*; *m*, cellule dont le noyau est entamé et dégénère.

En *o.*, cellule à noyau de contour irrégulier. Les prolongements cylindraxiles et, dans quelques cellules, *o*, *r.*, le réseau efférent sont encore à l'état normal. Dans les cellules *m*, *p*, ce réseau fusiforme commence à se détruire, une partie seulement de ses neurofibrilles subsiste encore, mais l'axone est intact; *cn.*, cellules névrogliques « neurophages ».

FIG. **35**. Oc. 4; lombric de Louvain ayant jeûné 7 jours; fix., form. am. de CAJAL. Partie d'un ganglion de la chaîne, région dorsale ou région des tubes colossaux, *tc.*; *fm.*, faisceaux des muscles de la couche musculaire périphérique; *cn.*, noyaux névrogliques; *l.*, leucocyte renfermant un noyau avec un nucléole, reste probable d'une cellule nerveuse digérée; *l'*, autre leucocyte; *e.*, cellule névroglique; on aperçoit autour du noyau un fragment de protoplasme.

FIG. **36**. Oc. 8; lombric de Louvain ayant jeûné 7 jours; fix., form. am. de CAJAL. Quelques noyaux de cellules névrogliques, isolés et de leucocytes, *l*, *l'*, vus à un plus fort grossissement. En *l'*, reste d'un noyau et d'un nucléole d'une cellule nerveuse englobée par le leucocyte neurophage; *l*, leucocyte observé à l'intérieur d'un tube colossal. La substance de tous ces noyaux et cellules apparaît granuleuse.

FIG. **37**. Oc. 12; lombric de Louvain, mis à son arrivée ici dans de la terre d'ici, tué au bout de 2 mois après fatigue et souffrance durant 12 minutes; fix., form. am. additionné d'un peu de tannin. Grosse cellule ganglionnaire. Neurofibrilles du réseau également grosses, peu de fibrilles secondaires; deux lacunes intraréticulaires.

FIG. **38**. Oc. 12; même ver que celui de la FIG. **37**. Vue superficielle du réseau neurofibrillaire. Régularité dans l'épaisseur des neurofibrilles. Pas de fibrilles anastomotiques secondaires.

FIG. **39**. Oc 12; même ver que celui de la FIG. **37**. Autre forme de cellule, présentant comme les précédentes un réseau simplifié et régulier, comparer FIG. **30**.

Ni dans les unes ni dans les autres de ces cellules n'apparaît le nucléole; le noyau lui-même est très peu imprégné.

FIG. **40**. Oc. 8; même ver que celui de la FIG. **37** et suivantes. Deux noyaux isolés pour montrer l'augmentation du volume de leurs nucléoles, et leur structure granuleuse, non homogène : granulations noirâtres et jaunâtres, plus claires.

FIG. **41**. Oc. 8; lombric refroidi 10' à — 3° après un jeûne de 6 jours; fix., solution BOULE A. Pas ou presque pas de modifications du réseau neurofibrillaire. Le nucléole bien imprégné présente deux zones diversement colorées, alternativement foncée ou claire suivant la mise au point. En *a*, le nucléole est dessiné en vue profonde; en *b*, en vue superficielle.

FIG. **42**. Oc. 6; cellule ganglionnaire du système nerveux sympathique, de l'intestin, situé dans le tissu conjonctif Dimension : 16 μ; *f m c*, fibres musculaires circulaires; *f m l*, fibres musculaires longitudinales.

FIG. **43**, **44**. Oc. 6; autres cellules ganglionnaires du sympathique. Dimensions : 18 μ et 16 μ, 8.

FIG. **45**. Oc. 6; petite cellule ganglionnaire sympathique. Dimension : 7 μ, 2.

FIG. **46**. Oc. 6; amas de cellules ganglionnaires sympathiques. Dimension de la cellule 1 : 20 μ. Le nucléole apparaît composé de petites granulations; *r*, réseau formé par les prolongements des cellules, probablement les prolongements dendritiques, à la limite du tissu conjonctif et du tissu musculaire. Dans la couche des fibres musculaires longitudinales, on aperçoit quelques traces de neurofibrilles.

FIG. **47**. Oc. 6; ver ayant jeûné 8 jours; fix., sol. BOULE A; 2 cellules de LENHOSSEK, probablement d'un bourgeon sensoriel, mais les autres n'étaient pas imprégnées; celles-ci du reste ne l'étaient que faiblement; on ne peut distinguer qu'une vague striation longitudinale. La cellule de droite envoie deux prolongements, l'un axonique se mêle à d'autres prolongements centrifuges qui traversent en faisceaux la couche des muscles circulaires et se jettent dans le nerf circulaire situé entre les couches musculaires, transversale et longitudinale.

FIG. **48**. Oc. 6; ver ayant jeûné 8 jours; fix., sol. BOULE A; 2 groupes de cellules formant les bourgeons sensoriels. Seules, celles-ci avaient pris l'imprégnation. Leur forme diffère suivant la place qu'elles occupent dans le bourgeon sensoriel. Dans les cellules 1, 2, on remarque un filament plus gros qui, soit dans la région supranucléaire, soit infranucléaire, a son point de départ sur le noyau.

En 3, cellule en croissant dont nous ne nous expliquons ni la forme, ni la position, ni la fonction dans l'épithélium Le prolongement inférieur se divise en deux, à une certaine distance de la limite basale de l'épithélium; ces subdivisions se dirigent à l'opposé l'une de l'autre. Le prolongement supérieur se recourbe vers la base de l'épithélium, mais nous ne savons s'il rejoint le plexus basi-épithélial ou si se recourbant il se dirige vers la cuticule.

FIG. **49**. Oc. 6; ver ayant jeûné 8 jours; fix., sol. BOULE A; 2 cellules isolées de LENHOSSEK. Réticulum neurofibrillaire allongé comme la cellule elle-même. Le

noyau est placé à des hauteurs différentes. Neurofibrille plus forte dans l'axe de la cellule 1.

FIG. **50**. Oc. 6; même ver que ci-dessus; 2 cellules isolées de LENHOSSEK, à longs prolongements intra-épithéliaux. La coupe optique dans le haut ne permet pas d'apercevoir la partie périphérique des cellules. Le réseau est allongé dans la cellule *a*, plus réticulé dans la cellule *b*. Double prolongement basal, plus apparent dans la cellule *a*.

FIG. **51**. Oc 8; même ver que pour la FIG. **49**. Cellule sécrétrice à mucus. Les neurofibrilles forment un réseau dans la région basale de la cellule, la région sécrétrice. De celui-ci se détachent des neurofibrilles qui se disposent en réseau plus lâche autour de la portion excrétrice de la cellule.

FIG. **52**, **53**, **54**, **55**. Oc. 6; même ver que celui de la FIG. **49**.

Autres cellules nerveuses épithéliales de fonction inconnue. Réticulum neurofibrillaire bien net et beaucoup mieux imprégné que celui des cellules précédentes, ou cellules de LENHOSSEK. Ne semblent pas des sections obliques de celles-ci. Double prolongement dans la plupart de ces cellules; ils doivent se perdre dans le plexus nerveux basi-épithélial; *t l*, terminaison libre dans l'épithélium.

FIG. **56**. Oc. 8; même ver que celui de la FIG. **49**. Belle cellule de LENHOSSEK, plus ramassée et avec beau réseau neurofibrillaire. Un fin prolongement se détache de la partie externe du réseau endocellulaire. Gros noyau avec nucléole.

FIG. **57** et **57**bis. Oc 8 et 6. Deux cellules nerveuses épithéliales, mais de fonction inconnue. Peut-être sont-elles des vues superficielles des cellules visuelles de HESSE. Peut-être appartiennent-elles à l'espèce dont nous donnons FIG. **58**, **59** des dessins. Beau réseau neurofibrillaire dans l'une et dans l'autre. La surface de ces cellules est irrégulière et présente des lobes non situés dans le même plan. En cela, elles ressemblent beaucoup aux cellules visuelles de HESSE, mais le corps phaosomique ne s'aperçoit pas Le nombre de prolongements est variable.

FIG. **58**. Oc. 6; même ver que dans la FIG. **49**.

Cellule nerveuse épithéliale à réseau neurofibrillaire de fonction inconnue. De ce réseau partent deux prolongements perlés qui se dirigent vers la cuticule et se terminent au-dessous de celle-ci, librement. Deux prolongements partent de la base de la cellule et vont se perdre dans le plexus nerveux basi-épithélial.

FIG. **59**. Oc. 6; autre cellule de même nature et de même fonction — mais inconnue — que la précédente. Un seul prolongement part d'un des côtés du réseau, mais la section de ce prolongement ne nous a pas permis de le suivre très loin dans l'épithélium.

Les deux prolongements basaux partent du même point de la cellule, mais demeurent indépendants.

FIG. **60**. Oc. 4; figure synthétique de plusieures coupes successives.

c s p, cellule sensitive profonde tripolaire; *f n*, faisceaux de neurofibrilles aboutissant à la cellule sensitive profonde; *f n'*, faisceaux de neurofibrilles provenant du plexus basi-épithélial, contient des neurofibrilles sensitives et motrices, car on en suit certaines qui se continuent avec les fines neurofibrilles du nerf circulaire; *n s*, d'autres avec les grosses neurofibrilles motrices, *n m*, de ce même nerf; *pc*, points de changement de direction ou de bifurcation de certaines neurofibrilles, entre deux faisceaux de muscles circulaires; *p c s*, points de changement de direction des neurofibrilles au-dessous de l'épithélium. Ce changement a lieu dans une petite dépression du faisceau musculaire superficiel; *t l*, neurofibrille se terminant librement dans l'épithélium. Du côté profond, cette neurofibrille passe dans le faisceau *fn'* pour gagner probablement la cellule sensitive profonde, *c s p*; *x*, cellule sensitive de fonction inconnue, envoyant des prolongements à terminaisons libres dans l'épithélium. Les prolongements basaux se perdent dans le plexus nerveux basi-épithélial; *p n*, plexus nerveux basi-épithélial; *n c*, nerf circulaire; *m c*, muscles circulaires; *m l*, muscles longitudinaux; *t m*, terminaison motrice dans un faisceau musculaire longitudinal; *c*, cuticule; *e*, épithélium.

FIG. **61**. Oc. 4; ver ayant jeûné 7 jours; sol. BOULE 1; cellule sensitive tripolaire du carrefour du nerf latéral. Toutes les neurofibrilles ne traversent pas la cellule. Sa neurofibrille aboutissante, *n a*, du nerf circulaire est très sinueuse, fine. Plusieurs grosses neurofibrilles : neurofibrilles motrices.

FIG. **62**. Oc. 8; ver ayant jeûné 8 jours; fix., sol. BOULE A. Cellule visuelle de HESSE, montrant les deux réseaux, superficiel et périphaosomique, sectionnés perpendiculairement sous forme d'une ligne vague, d'où partent des anastomoses réunissant ces deux réseaux.

FIG. **63**. Oc. 6; 2 cellules visuelles, situées côte à côte dans l'épithélium; *a.*, cellule visuelle dessinée de façon à montrer le réseau périphaosomique; *b.*, la même cellule en vue superficielle pour montrer le réseau superficiel, enveloppant toute la cellule. On aperçoit le phaosome au travers de ce réseau.

FIG. **64**. Cellule visuelle sectionnée de façon à intéresser plus ou moins profondément divers niveaux de la cellule. Divers aspects du réseau. Un seul prolongement. Le noyau est rejeté par le phaosome sur le côté de la cellule.

FIG. **65**, **66**. Oc. 8; oc. 6. Divers aspects de cellules visuelles, à phaosomes très contournés. On voit nettement comment les prolongements de la cellule prennent naissance dans le réseau superficiel. Ces prolongements peuvent être constitués soit d'une seule neurofibrille, FIG. **66**, soit d'un faisceau de neurofibrilles, FIG. **65**.

FIG. **67**. Oc. 6; autres cellules de HESSE, situées côte à côte et dans le voisinage d'un bourgeon sensoriel, dont on aperçoit deux cellules à longs prolongements cylindraxiles.

FIG **68**. Oc. 4; ver normal; sol. Boule A.

Dans la lèvre supérieure, amas de cellules visuelles sous-épidermiques, sectionné transversalement; *p*, point d'où se détache, d'une neurofibrille courant dans le nerf principal, une neurofibrille qui va former à la cellule visuelle, *c v*, les réseaux enveloppant superficiel et périphaosomique.

Dans le milieu des phaosomes des diverses cellules, on remarquera les sections de la neurofibrille axilaire intra-phaosomique, qui se présentent comme des points ou des petits cordonnets sinueux. L'imprégnation de cette neurofibrille est beaucoup plus violente que celle des neurofibrilles constitutives des deux réseaux, qui apparaissent pâles, généralement. Dans l'épiderme, quelques cellules sensitives.

FIG. **69**. Oc. 4; ver normal; sol. Boule A.

Autre amas de cellules visuelles sous-épidermiques dans la lèvre supérieure.

On y remarquera surtout la présence de corpuscules nombreux noirâtres, situés sur tout le pourtour interne de la capsule renfermant les cellules visuelles. Corpuscules pigmentaires (?).

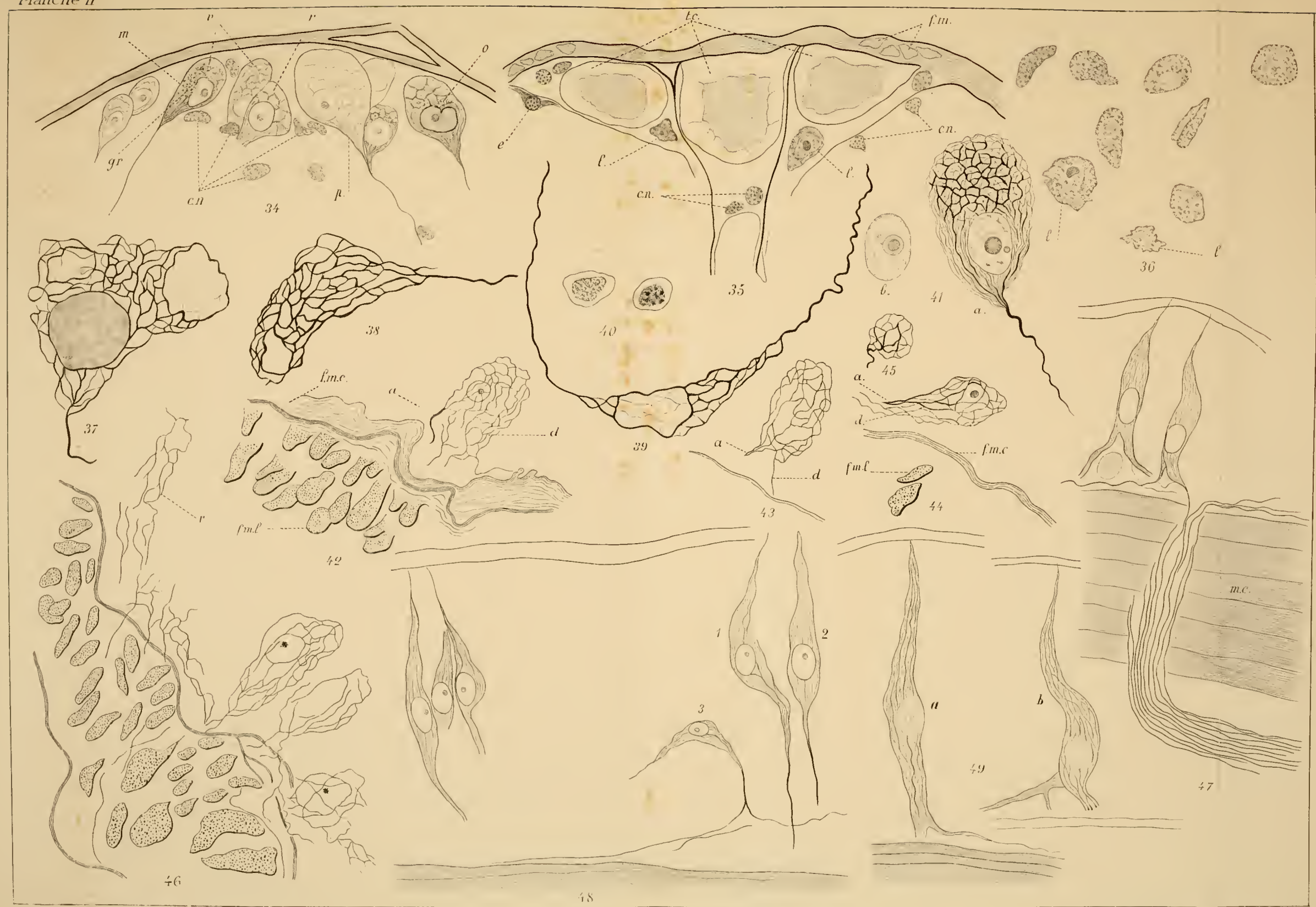
TABLE DES MATIÈRES.

	PAGES
Avant-propos	291
§ I. Conditions de l'imprégnation des neurofibrilles dans le lombric	292
§ II. Modifications histologiques du réseau neurofibrillaire et du noyau cellulaire	302
Préliminaires	302
Observations	304
1° Influence du froid	304
2° Inanition	313
3° Fatigue	318
4° Froid et inanition	319
§ III. Réticulum neurofibrillaire des cellules sensorielles du lombric	320
1° Cellules isolées ou groupées en organes	320
2° Cellules nerveuses de nouvelle espèce	322
3° Cellules à fonction visuelle de Hesse	325
Appendice	329
Conclusions et résumé	331
Bibliographie	335
Explication des figures	339

J Kowalski ad nat del

Lith De Tollenaere frères Brux

F Biesemans Sculp.



Lith. De Tollenaere frères, Bruxelles

Planche III

J. Kowalski ad nat. del.

Lith. De Tollenaere frères Crux

Imprimerie Smith

Planche IV

J. Kowalski. ad nat. del

Lith De Tollenaere frères Brux

F. Biesemans. Sculp

Recherches anatomiques sur le tube digestif des Sympodes

PAR

Louis STAPPERS.

INSTITUT ZOOLOGIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le 10 avril 1909.*)

Recherches anatomiques sur le tube digestif des Sympodes.

I. INTRODUCTION.

La classification actuelle des Arthropodes est basée presque uniquement sur la morphologie externe.

Or, une classification doit être fondée sur la morphologie totale, tant des organes internes que des organes externes.

Sans doute les caractères externes sont de loin les plus importants, non seulement parce qu'ils sont les plus accessibles à l'observation, — considération purement empirique, — mais encore parce que la surface du corps est plus directement soumise à l'action des causes externes capables de provoquer la formation des variétés, puis des espèces. Mais il est évident qu'il doit être tenu compte aussi des dispositions internes et de leurs variations, dans la recherche des affinités des formes extérieurement distinctes, et des liens phylogénétiques qui les unissent.

Cette étude des organes internes confirmera-t-elle toujours l'établissement des groupes et le classement des espèces basés uniquement sur la morphologie externe?

Ou bien fera-t-elle connaître des différences insoupçonnées entre des formes très voisines, ou des liens plus étroits entre des formes très différentes?

C'est ce que l'on ne pourrait dire à l'heure qu'il est, parce que, si les études anatomiques des organes internes sont innombrables, elles ne sont que très rarement comparatives et presque jamais assez détaillées pour mettre en relief des différences très réelles et souvent importantes que révèlent la microanatomie et l'histologie.

Les faits, c'est-à-dire les observations poursuivies dans le but spécial

de la recherche des différences internes, nous manquent encore. Il reste là un champ fort vaste à défricher.

Telles sont les idées dans lesquelles une série de travaux ayant trait à l'anatomie des Hexapodes et des Crustacés ont été entrepris au Laboratoire de Zoologie de M. le Prof. Gilson. Les principaux ont porté sur le tube digestif, qui n'est, en somme, qu'une partie de la surface externe devenue interne, mais restant toujours plus directement exposée aux actions extérieures que les autres appareils.

Rappelons ici avant tout les travaux de M. Ide sur les Edriophthalmes et ceux de M. Gelderd sur les Schizopodes. Continuateur de ces patientes recherches, nous avons entrepris l'étude du tube digestif de plusieurs autres groupes, et nous présentons aujourd'hui les résultats de nos observations sur les Sympodes [1].

II. HISTORIQUE.

Les premières notions sur l'anatomie interne des Sympodes sont consignées dans le grand atlas des Crustacés attribué à Kröyer et paru en 1846 dans les publications du « Voyage en Scandinavie » de Gaimard (6) [2]. La planche IV de ce travail montre la dissection de quelques organes internes de la *Cuma Edwardsii* Kr. (= *Diastylis scorpioides* Kr.).

Malheureusement le texte de cet atlas n'a jamais paru. Les figures t à t''' de la planche IV se rapportent au tube digestif. La fig. t représente une vue latérale de l'ensemble du tractus intestinal. La fig. t' montre la face ventrale de l'estomac et les glandes digestives au nombre de trois paires. La fig. t'' paraît être la reproduction à un grossissement plus fort de l'extrémité d'une glande digestive. Nous n'avons pas pu interpréter la fig. t'''.

Kröyer ne donne pas de dessin d'un estomac disséqué.

P. J. Van Beneden, dans ses recherches sur la faune littorale de Belgique (10), en 1861, publie un dessin de *Leucon cercaria* (= *Pseudocuma longicornis* Sp. B.), dans lequel il figure, vu par transparence, le système digestif. Mais ce dessin, comme d'ailleurs beaucoup d'autres parties du travail, n'est rien moins qu'exact.

[1] Le nom de *Sympoda* a été proposé par le Rév. T. R. R. Stebbing pour remplacer celui de *Cumacea*. Voir à ce propos Stebbing : *On Crustacea brought by* Dr Willey *from the South Seas*; A. Willey's Zoological Results, Part V (Cambridge University Press), 1900.

[2] Les chiffres entre parenthèses renvoient à la Liste bibliographique, page .

En 1865, G. O. Sars, dans son premier grand ouvrage sur les Sympodes du Nord (11), donne une description générale de l'ensemble du tube digestif. Il parle d'un estomac antérieur (Formave), pourvu de saillies couvertes de piquants et d'un appareil broyeur, et suivi d'une cavité digestive ou estomac proprement dit, lequel se rapprocherait plutôt de ce qu'on appelle duodénum (intestin moyen).

Ce texte n'est accompagné d'aucune figure explicative.

A. Dohrn publia en 1870 une étude embryologique sur les Sympodes (14) accompagnée de deux planches. A la pl. 33 de ce travail figure un dessin d'embryon, figure 5, montrant en *i* le tube digestif. L'embryon représenté est déjà à un stade assez avancé, dans lequel la disposition se rapproche réellement de celle du type Décapode.

On sait d'autre part que, d'après F. Müller (11, page 311) et d'après Dohrn (14, page 3), les premiers stades du développement des Cumacés seraient très semblables à ceux des Isopodes. Les stades ultérieurs au contraire se rapprocheraient davantage de ceux des Décapodes. Dohrn ne fournit pas de détails particuliers sur la structure du tube digestif [1].

Dans sa publication sur les Cumacés de l'expédition de la *Joséphine* (15), G. O. Sars donna, en 1871, une planche (pl. IX) de dessins schématiques sur l'organisation interne des Sympodes. Ces figures montrent nettement la forme générale du tractus intestinal et ses rapports avec les autres organes. Ces beaux dessins ne sont accompagnés que d'une explication très sommaire et ne donnent pas de détails sur la structure fine des organes. Ils ont été reproduits par Gerstaecker dans Bronn's Klassen (25).

En 1883 parut une dissertation inaugurale de J. Burmester : *Beiträge zur Anatomie und Histologie von* Cuma Rathkii Kr., avec deux planches (20).

[1] L'animal qui lui a servi d'objet d'étude, et dont il donne les caractères extérieurs de l'adulte, est la *Cuma Goodsiri*. D'après le texte (page 3, note), cette espèce serait la femelle de la *Bodotria Goodsiri*, décrite par P. J. Van Beneden dans les Mémoires de l'Académie des Sciences de Belgique, t. XXXIII, p. 16, et figurée à la pl. XIII (10). Les figures 1 et 16 de cette planche, qui manque absolument d'exactitude, ne rendent guère le facies de l'animal. Cependant elles montrent que nous avons affaire à l'espèce si bien décrite et figurée par G. O. Sars dans ses travaux sur les Cumacés de la Méditerranée (16) et de la Norvège (31) sous le nom de *Cuma Edwardsii* Goodsir.

La planche de Dohrn corrobore cette interprétation.

On s'accorde actuellement à appeler cette espèce *Bodotria scorpioides* (Montagu). Voir Calman (32), page 13.

Au chapitre traitant des organes digestifs (page 29), l'auteur écrit :

« Der Oesophagus führt direct in den Magendarm, welcher sich seiner « Einfachkeit wegen an den der Isopoden und Amphipoden erinnert. Der- « selbe besteht aus zwei Abtheilungen, einer vorderen kleineren und einer « hinteren grösseren. Die erste Abtheilung ist ungefähr 0.5 mm. lang, wäh- « rend der Durchmesser 0,4 mm. beträgt : die zweite Abtheilung erreicht « dagegen eine Länge von 1,1 mm. und hat einen Durchmesser von 0,9 « mm. Ich glaube jedoch dass die beide Abtheilungen dieselbe Function « haben, da die Structur ihrer inneren Wänden nicht verschieden und eine « scharfe Trennung nicht vorhanden ist. Der ganze Magendarm entspricht « daher jedenfalls dem Kaumagen der höheren Decapoden. »

A quelques lignes plus loin nous lisons :

« Die Intima der Darmwand ist chitinös, stellenweise sogar sehr fest, « und bildet im Magendarme grosse schuppenförmige Chitinstücke, deren « Spitzen nach hinten gerichtet sind. » Cette assertion est illustrée d'une figure (pl. 2, fig. 36) que nous n'avons pas pu interpréter.

F. Albert publia en 1883, comme annexe de son travail sur l'estomac des Décapodes (22), une courte notice sur l'estomac d'une espèce de *Diastylis* qu'il n'a pas déterminée. La description et le dessin qui l'accompagne (pl. XXX, fig 23) sont tout à fait insuffisants.

P. Butschinsky (28), en 1893, publia un travail sur l'embryologie des Cumacés. Au sujet du tube digestif il écrit : « Das Proctodæum bildet sich « früher als die Anlage des Stomodæums und hat den Anschein eines sehr « langen Rohres. Beide entstehen als Ectodermeinstülpungen. Der Mittel- « darm wird aus dem Zellenmaterial des Entoderms aufgebaut. Indem sich « die Entodermzellen vermehren, ordnen sie sich zu einem Epithel an. Die « Leber entwickelt sich sehr früh auf der ventralen Fläche der entoderma- « len Rinne und bildet im vorderen Theile derselben zwei laterale, aus « grossen Zellen gebildete Röhren. Diese Anlagen sind paarig und haben « den Anschein auf der Rückenseite offenen Falten : die Ränder derselben « verwachsen und bilden sich aus ihnen zwei Leberschläuche, welche durch « eine Längseinfaltung sich in zwei secundäre Leberschläuche theilen. »

Enfin en 1900, G. O. Sars publia les résultats de ses recherches anatomiques sur les Sympodes dans le volume III de « Crustacea of Norway ». Aux planches LXV à LXIX de ce travail, le savant carcinologiste a représenté une série de figures dessinées soit par transparence sur des objets vivants, soit après dissection d'animaux fraichement capturés.

La plupart des organes représentés appartiennent à des espèces du genre *Diastylis*. Quelques autres dessins ont trait aux genres *Cuma*, *Lamprops*, *Pseudocuma*, *Campylaspis*, *Leucon*, *Hemilamprops*.

Ces dissections nous renseignent sur l'allure générale du tractus intestinal, et spécialement sur la forme, le nombre et les rapports des glandes digestives.

III. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1. Matériel.

Nous avons étudié les espèces suivantes appartenant à la faune de la Mer Flamande et recueillies par M. le Professeur G. Gilson durant son exploration de la partie méridionale de la Mer du Nord.

Diastylis Rathkei Kröyer,
Diastylis Bradyi Norman,
Pseudocuma longicornis Spence Bate,
Pseudocuma similis G. O. Sars,
Cumopsis Goodsiri P. J. Van Beneden,
Bodotria arenosa Goodsir,
Bodotria scorpioides (Montagu).

Les espèces ci-dessous, recueillies par nous-même dans l'Océan arctique en 1907 [1], nous ont permis de compléter l'étude de certains points.

Diastylis scorpioides (Lepechin),
Eudorella emarginata Kröyer,
Leucon nasicoides Lilljeborg,
Leucon pallidus G. O. Sars,
Leucon fulvus G. O. Sars,
Campylaspis rubicunda (Lilljeborg).

2. Méthode.

La dissection n'est pas un procédé recommandable pour l'étude d'êtres aussi petits que les Sympodes. Nous avons fait en ce sens quelques tenta-

[1] L. Stappers : *Les Sympodes recueillis à la Porte de Kara durant la croisière du Duc d'Orléans en 1907*; Archives de zool. expér. et gén., vol. VIII, 1908.

tives couronnées de peu de succès : tout au plus avons-nous pu tirer profit de ces opérations pour pouvoir observer en entier quelque pièce volumineuse de l'estomac, que nous connaissions déjà par l'étude des coupes microtomiques.

Beaucoup de Sympodes sont assez peu pigmentés : leur corps est presque transparent. Aussi l'examen sous le microscope de l'animal vivant est-il intéressant à bien des points de vue : les appareils de la respiration et de la circulation apparaissent alors clairement et l'on peut en étudier les mouvements. En outre il est possible de voir les grands traits du tractus intestinal et de ses glandes annexes, ainsi que le montre la FIG. 1.

Mais la seule façon rationnelle d'étudier le tube digestif des Sympodes est d'y pratiquer des coupes, après fixation préalable.

a. *Fixation.*

Presque tous les animaux qui nous ont servi d'objets d'étude ont été fixés spécialement, à bord du bateau de pêche, immédiatement après la capture. Nous avons toujours eu soin de leur sectionner l'abdomen pour permettre la bonne pénétration des liquides. Les fixateurs employés furent surtout la solution de formol cuivrique du Professeur GILSON (solution de formol à 5 %, 100 cc.; nitrate de cuivre, 2 gr.) et la liqueur de HORNELL (formol à 5 %, 100 cc.; alcool à 94°, 40 cc.). Ces solutions conservent bien l'aspect général des organes et spécialement de ceux qui sont recouverts de chitine, tout en fixant les tissus d'une manière satisfaisante. Les diverses méthodes de coloration réussissent encore très bien après le traitement par ces liquides, surtout par le premier.

Dans le but d'obtenir des fixations plus fines, nous avons parfois fait usage des fixateurs cytologiques courants. Ils nous ont donné des résultats convenables, excepté toutefois la liqueur de BOUIN, qui désorganise totalement les tissus fragiles de ces petits animaux, sans doute à cause de sa densité trop élevée.

b. *Enrobage.*

Au cours de nos recherches, nous nous sommes heurté à des difficultés techniques considérables. En réalité, les Sympodes d'une certaine taille, comme ceux du genre *Diastylis*, sont pourvus d'une carapace extrêmement dure. Le simple enrobage à la paraffine est tout à fait insuffisant pour la plupart d'entre eux.

Avant tout, il est recommandable de choisir, si on en a l'occasion, les animaux qui viennent de subir la mue; ils se laissent couper et disséquer avec plus de facilité que ceux qui sont revêtus de leur vieil habit chitineux, tout incrusté de sels.

Nous avons toujours enlevé aux spécimens à enrober autant d'appendices que possible, y compris le bouclier chez les grandes espèces.

En outre, il nous a fallu essayer des moyens divers pour ramollir l'épaisse cuticule de ces Crustacés. Nous avons employé de préférence le procédé suivant : nous plongeons les animaux, fixés comme il a été dit plus haut, dans une solution à demi saturée de sublimé corrosif, additionnée de 5 % d'acide nitrique. Cette solution, tout en n'altérant guère les tissus, et en laissant intacts les détails de structure des pièces chitineuses, ramollit considérablement la cuticule des Diastylides. Le séjour dans cette solution doit être de 12 à 36 heures d'après la taille des individus : au sortir de cette liqueur, nous les lavons à l'eau courante.

Après ce traitement, nous procédons à la déshydratation jusqu'à l'alcool absolu. Ensuite nous les mettons pendant 15 minutes dans le dissolvant du collodion (alcool absolu et éther sulfurique, ana) pour les laisser séjourner après, pendant un jour, dans une solution diluée de collodion officinal. Enfin un séjour de 24 à 48 heures dans ce collodion complète l'imprégnation.

Après cela nous procédons à l'enrobage à la paraffine : les animaux retirés du collodion sont plongés pendant quelques minutes dans le chloroforme, qui le durcit; puis portés à l'étuve dans le mélange voluminique de paraffine et de chloroforme (15 minutes). Enfin nous les laissons de 5 à 10 minutes dans la paraffine pure. Après ces diverses manipulations, les Diastylides se coupent avec facilité.

c. *Coloration et montage.*

La coloration en bloc ne donne pas de résultats satisfaisants. La coloration sur slide s'impose. Les meilleures préparations, pour les études anatomiques, ont été obtenues en nous servant de la méthode, un peu longue et délicate, qui consiste à employer d'abord l'hématoxyline de Delafield comme colorant nucléaire; puis le bleu carmin comme colorant plasmique; enfin l'acide picrique, qui différencie le bleu et le rend vert, en même temps qu'il imprègne la chitine en jaune.

Nos préparations ont été montées au baume de Canada, et plus souvent au baume Euparal [1].

3. Description du tube digestif du Diastylis Rathkei (Kröyer).

Nous avons pris comme type de Sympode le *Diastylis Rathkei*, belle et grande espèce de la famille la plus importante du groupe, les Diastylides.

A la planche LXV de ses « Cumacea of Norway » (31), G. O. Sars donne quelques dessins de pièces disséquées du tube digestif de cette espèce. L'explication très sommaire de ces figures (pp. 93 et 94 du texte) nous apprend entre autres que l'estomac des Sympodes correspond à l'estomac broyeur des Crustacés supérieurs; que cet estomac est composé de deux parties, dont l'antérieure présente un puissant revêtement chitineux pourvu de côtes poilues et de saillies ornées de poils, arrangés par endroits en forme de peigne. Les parois de l'estomac postérieur sont lisses et formées de cellules sécrétoires.

A l'estomac fait suite un intestin étroit, puis un court rectum qui s'ouvre au telson.

Faisons remarquer de suite que ce soi-disant estomac postérieur à cellules sécrétoires n'est autre chose que l'intestin moyen : celui-ci a des dimensions égales à celles de l'estomac, avec lequel il se continue. Ils forment ensemble une grande poche, logée dans la partie thoracique du corps, FIG. 1.

L'examen d'une série de coupes transversales et sagittales nous a permis de préciser ces données et de constater que l'estomac de tous les Sympodes que nous avons eu l'occasion d'examiner, est construit selon un type unique présentant quelques variantes de détails d'après les espèces.

Le tube digestif des Sympodes se compose essentiellement d'un œsophage assez court montant un peu obliquement en arrière pour déboucher dans un estomac complexe, possédant des saillies paires et impaires, munies d'un système pileux compliqué. A l'estomac fait suite un large intestin moyen, qui se continue avec un intestin terminal beaucoup plus étroit et

[1] G. Gilson : *Un nouveau médium solidifiable pour le montage des préparations microscopiques*; La Cellule, t. XXIII.

rectiligne. La FIG. 1, schématique, montre l'ensemble du tractus intestinal. La limite de l'estomac et de l'intestin moyen est indiquée par la ligne A B.

Nous appellerons cardia l'entrée de l'estomac, pylore, sa sortie; portion cardiaque et portion pylorique de l'estomac ses parties antérieure et postérieure, sans vouloir dire par là qu'il s'agirait de deux compartiments séparés et distincts, comme ces termes l'indiquent quand on parle de Podophthalmes.

Nous ferons la description en examinant une série de coupes transversales, allant d'avant en arrière, et choisies de façon à montrer l'évolution des organes depuis le cardia jusqu'au pylore. Des coupes sagittales feront mieux comprendre l'allure générale des organes impairs.

A. *L'Œsophage.*

L'œsophage remonte vers l'estomac un peu obliquement d'avant en arrière, presque perpendiculairement au grand axe du corps, FIG. 1 à 3. Comme il est d'origine épiblastique, de même que tout l'estomac, il est recouvert d'un revêtement chitineux.

L'œsophage présente diverses saillies au niveau desquelles la cuticule chitineuse est épaissie.

La fig. 4 représente une coupe transversale faite au niveau de la bouche. On y voit en *m. d.* la section des mandibules. L'œsophage y offre à considérer une saillie médiane supérieure, *s. s.*, qui se continuera dans toute la portion cardiaque de l'estomac, et deux saillies latérales, *s. l.*

La coupe suivante, FIG. 5, faite un peu plus en arrière, a intéressé le plancher de l'œsophage. On y retrouve les mêmes saillies supérieure et latérales; on y voit en plus sur le plancher une saillie inférieure qui se continuera dans le compartiment cardiaque avec la saillie inférieure cardiaque.

Dans la FIG. 5 et surtout dans la FIG. 6, les saillies latérales acquièrent plus d'ampleur; à l'extrémité cardiaque de l'œsophage, ces saillies vont se détacher des parois latérales, tout en restant attachées par leur base au plancher, FIG. 7, *v. c.*

Ces saillies détachées des parois latérales sont très larges et assez minces; elles doivent avoir une fonction valvulaire; nous les désignerons sous le nom de valvules cardiaques.

Les saillies médianes supérieure et inférieure sont exhaussées au niveau du cardia. Il doit suffire d'une contraction modérée des muscles circulaires pour obturer tout le passage. Aussi l'ensemble de ces saillies paraît constituer un système valvulaire cardiaque destiné à empêcher le reflux des aliments vers l'œsophage lors de la mastication stomacale.

Des productions à signification physiologique probablement analogue se retrouvent chez beaucoup d'autres Malacostracés, entre autres chez le *Gammarus* [IDE (27), fig. 65], et chez les Caprellides [MAYER (19), pl. 9, fig. 6].

B. *L'Estomac.*

La FIG. 2 représente une coupe sagittale et presque médiane de l'œsophage, de l'estomac et du commencement de l'intestin moyen.

On y constate d'abord que l'intestin moyen, très large et à parois formées d'énormes cellules, a le même diamètre que l'estomac. Il est à noter que la paroi supérieure de celui-ci est notablement plus courte que sa paroi inférieure, à laquelle, à la limite de l'intestin moyen, se voit l'entrée des glandes digestives, FIG. 2 et 3, *c. h.*

Dans l'estomac même, on observe, sur sa face inférieure, deux grandes saillies, dont l'extrémité libre est inclinée vers l'intestin. L'une, antérieure, est la saillie cardiaque inférieure médiane; l'autre, postérieure, est la saillie pylorique inférieure médiane.

Entre ces deux saillies du plancher, on aperçoit la coupe d'une lame qui appartient à une des lames latérales pyloriques, sectionnée parce que la coupe n'est pas tout à fait sagittale-médiane.

Les coupes transversales nous permettront de comprendre les rapports des saillies impaires, et nous feront connaître en même temps les pièces paires des parois latérales.

La FIG. 7 montre les valvules cardiaques, qui indiquent la limite antérieure de l'estomac. Elles se continuent (FIG. 8) sur le plancher de la portion cardiaque de l'estomac avec les bourrelets latéraux de la saillie inférieure trilobée, qui se voit en cet endroit et qui est la saillie inférieure cardiaque, *p. c. i.*

Dans cette partie antérieure de l'estomac, on distingue en outre une paire de saillies latérales, occupant plus de la moitié de la hauteur de la paroi, et une saillie médiane de la voûte.

Comment se présentent ces diverses saillies lorsqu'on observe la série des coupes d'avant en arrière [1]?

Les *saillies latérales antéro-supérieures* se continuent à travers tout l'estomac. On peut leur distinguer trois parties : une antérieure très courte, FIG. **8**, où elles sont bien saillantes et nettement arrondies; une deuxième plus longue, FIG. **9** et **10**, où elles sont encore plus proéminentes, mais divisées en deux lobes, dont le supérieur, égal à la moitié de l'inférieur, est pourvu de très forts poils; enfin une troisième partie, où elles s'affaissent et constituent deux larges plaques qui s'étendent en arrière jusqu'à la limite de l'intestin moyen, FIG. **11** et **12**.

Ce n'est donc en réalité que dans leur moitié antérieure que ces pièces méritent le nom de saillies, et qu'elles ont une importance réelle dans le système squelettique stomodéal. C'est pourquoi nous les appelons saillies latérales antéro-supérieures ou cardiaques.

La *saillie médiane supérieure* n'est de loin pas aussi prononcée que la pièce du plancher. Elle est surtout développée en largeur, et occupe toute la voûte de l'estomac. Elle est nettement trilobée dans sa portion antérieure, avec un bourrelet médian plus grand que les bourrelets latéraux, FIG. **8**, **9**, **9***a*.

Mais plus en arrière, FIG. **10** à **12**, la division en trois lobes disparait et la saillie de la voûte affecte la forme d'une plaque unie qui s'étend en arrière jusque près de la limite de l'intestin moyen.

En somme la pièce supérieure est une plaque occupant toute la largeur de la voûte, et presque toute sa longueur, et qui est divisée en trois lobes dans sa partie antérieure, et unie dans sa partie postérieure.

Près de son bord postérieur, elle porte une rangée de forts poils recourbés en arrière, FIG. **11**, **12** et **2**.

La saillie antérieure du plancher ou *pièce cardiaque inférieure*, *p. c. i.*, est particulièrement intéressante chez les Sympodes : elle constitue l'élément le plus caractéristique de leur estomac.

Nous avons vu plus haut qu'elle est trilobée dans sa partie antérieure, FIG. **8**, **9**. A la limite postérieure du compartiment cardiaque, elle se détache par sa base et plonge librement vers l'intestin. On retrouve sa section dans les FIG. **10** à **12**.

---

[1] Le niveau où les coupes transversales ont été faites est indiqué sur la coupe sagittale, FIG. **2**.

La FIG. 2 montre qu'au moment où elle se détache du plancher, celui-ci descend brusquement; c'est pourquoi les coupes transversales postérieures à la FIG. 9 sont beaucoup plus allongées.

En même temps que la pièce cardiaque inférieure médiane devient libre, FIG. 10, et que le plancher de l'estomac s'effondre, il apparaît sur les parois latérales deux saillies en forme de lames, les *saillies latérales postéro-inférieures* ou *lames latérales pyloriques*, *l. l. p.*

Ces lames se trouvent sur le même niveau que le plancher de la portion antérieure de l'estomac, qu'elles continuent (comparer les coupes transversales, FIG. 9 et 10).

En même temps qu'apparaissent les lames latérales, il naît sur le plancher descendu de l'estomac une nouvelle saillie médiane, triangulaire, que nous avons déjà vue dans la coupe sagittale, FIG. 2. C'est la *saillie inférieure pylorique*. Cette pièce, d'une importance capitale, se retrouve chez tous les Malacostracés.

Si nous examinons les FIG. 10 et 11, faites à quelque distance l'une de l'autre, nous constatons qu'à mesure qu'on avance vers l'intestin, la pièce pylorique inférieure acquiert de plus en plus d'importance. Elle se développe en hauteur, et les lames latérales qui au début étaient horizontales, FIG. 10, sont repoussées en haut et deviennent obliques de bas en haut et de dehors en dedans, FIG. 11.

Cette pièce se détache aussi du plancher de l'estomac : sa pointe libre va en arrière jusqu'au-delà de l'entrée des glandes digestives, mais sans pénétrer dans la lumière de l'intestin, FIG. 2. On retrouve sa section dans les FIG. 10 à 14.

En résumé, l'estomac du *Diastylis Rathkei* offre à considérer :

1° Une saillie médiane supérieure de la voûte, *s. s.*

2° Sur chaque paroi latérale, une saillie latérale antéro-supérieure, *s. l. a. s.*

3° Une pièce inférieure cardiaque, *p. c. i.*

4° Une pièce inférieure pylorique, *p. p. i.*

5° Enfin deux lames latérales pyloriques, *l. l. p.*, recouvrant la pièce précédente.

* * *

Mais les organes les plus importants de l'estomac, au point de vue physiologique, ne sont pas ces saillies : celles-ci ne doivent guère avoir d'action

broyeuse chez les Sympodes; on ne leur trouve nulle part des plaques paires épaissies de chitine, ni même simplement des surfaces chitineuses qui pourraient s'appliquer l'une contre l'autre, comme cela se voit chez certains Amphipodes et surtout chez les Décapodes : les Sympodes possèdent d'ailleurs à l'entrée de la bouche de puissants appendices capables de broyer suffisamment les petites proies dont ils se nourrissent.

Tout en admettant une légère action broyeuse exercée sur les ingesta par l'ensemble des diverses parties constituantes de l'estomac, nous pensons que la grande fonction de cet organe doit être le tamisage des aliments, la filtration des sucs alimentaires et aussi, dans la partie postérieure, le mélange des sucs digestifs avec les aliments.

Une infinité de poils, d'épines, de soies, de crocs, petits et grands, fait fonction de tamis, de filtre. Mais ces soies, ces poils ne sont pas répartis pêle-mêle sur les parois et les saillies de l'estomac : ils sont ordonnés très régulièrement, arrangés en systèmes.

On distingue les groupes de poils suivants :

1° Au début, dans la portion cardiaque de l'estomac, FIG. **8**, on voit sur la *s. l. a. s.* quelques gros poils touffus, arborisés, en petit nombre. Les branches de l'arborisation se trouvent toutes sur le bord supérieur du poil.

Ce sont sans doute ces poils que représente la figure 6 de la planche LXV de SARS.

Ils sont peu nombreux.

2° A ce même niveau, le bourrelet médian de la saillie inférieure cardiaque porte une touffe de poils assez longs.

3° Depuis le cardia jusqu'à l'origine des lames latérales pyloriques, on voit une série latérale de poils forts, dirigés vers le milieu de la lumière de l'estomac. Ils sont situés à la hauteur du bord supérieur de la saillie trilobée du plancher, FIG. **8** et **9**.

4° Vers le milieu de la portion cardiaque de l'estomac, les pièces latérales antéro-supérieures sont divisées en deux lobes, dont le supérieur, plus petit, est muni d'une grosse touffe de forts poils dirigés vers la lumière de l'estomac, FIG. **9**.

5° A l'extrémité postérieure de la plaque de la voûte se voit une rangée transversale de 12 à 15 forts et longs poils, recourbés en arrière, FIG. **2**, **11** et **12**.

6° Enfin dans presque toute l'étendue de l'estomac, les parois latérales et la saillie médiane inférieure sont couvertes d'une infinité de petits poils.

L'ensemble de ces productions forme un vaste système de tamis qui arrête les aliments trop volumineux, et qui règle leur marche et leur mise en contact avec les sucs digestifs.

Il nous reste à étudier un système de poils très curieux, qui a des rapports très intimes avec la pièce pylorique inférieure. Sars (31) en parle comme d'un filtre empêchant les aliments de pénétrer dans l'orifice du canal hépatique, « a filter to prevent the alimentary matter contained in the stomach from entering the liver-sacs ».

Ces poils, disposés en forme de peigne, sont très nombreux, très serrés et d'une grande finesse, FIG. 3, *p. p. i.* Ils naissent du bord inférieur de la pièce inférieure pylorique et se dirigent en arrière et en haut en l'englobant, FIG. **10** à **12**. Ces poils sont droits. Mais comme les deux faces latérales de la pièce pylorique sont concaves, elles forment avec eux deux gouttières, les *gouttières pyloriques*, FIG. **11** et **12**. Les poils sont très longs et entourent encore la pièce pylorique dans sa partie non adhérente au plancher de l'estomac. Ils vont ainsi jusqu'à l'embouchure du canal hépatique, et c'est dans la loge qu'ils forment devant ce canal que doit se déverser le suc de la glande digestive, FIG. **3**.

Quel est le rôle de la loge, des gouttières pyloriques? Nous ne partageons pas l'avis de Sars, vu que les lames latérales et la saillie cardiaque inférieure qui les recouvre sont là pour empêcher les aliments d'entrer dans la cavité sous-jacente. Nous n'avons d'ailleurs jamais vu, dans nos préparations, des aliments logés sous les lames latérales pyloriques, entre elles et la pièce inférieure pylorique.

Nous croyons plutôt que c'est dans cette loge que le suc gastrique vient s'emmagasiner et qu'il en sort par pression au fur et à mesure que les aliments remplissent l'estomac et nécessitent le suc digestif. La solution définitive de cette question demanderait des expériences de physiologie que nous n'avons pas eu l'occasion d'exécuter.

C. *L'intestin moyen.*

On est convenu d'appeler intestin moyen la partie du tube digestif qui dérive de l'hypoblaste. Ce que nous avons décrit plus haut sous le nom d'œsophage et d'estomac n'est autre chose que l'intestin stomodéal, qu'on reconnaît d'ailleurs à son revêtement de chitine.

L'intestin fait suite à l'estomac selon une ligne oblique d'avant en arrière et de haut en bas, FIG. 1, ligne A B, FIG. 2. En avant, il a le même diamètre que l'estomac, puis il se rétrécit vers l'arrière, ce qui lui donne la forme générale d'un entonnoir, obliquement tronqué à sa grande ouverture, celle-ci étant dirigée vers l'avant.

La limite antérieure de l'intestin moyen est donc clairement indiquée; aux petites cellules de la paroi stomacale font suite brusquement et sans transition les grandes cellules de l'épithélium de l'intestin moyen, sur lesquelles la cuticule chitineuse ne se continue pas. En arrière, la limite exacte est difficile à voir chez les animaux adultes : les cellules diminuent graduellement de calibre, et diverses formes de transition nous mènent dans l'intestin terminal. La solution de ce point est plutôt du ressort de l'embryologie.

D. *L'intestin terminal.*

Il parcourt en ligne droite la moitié distale du thorax et tout l'abdomen pour se terminer à l'anus, sur la face ventrale du telson.

Dans la partie thoracique de son parcours, il est en rapport en bas avec les masses nerveuses, latéralement et en avant avec les glandes digestives et plus en arrière avec les gonades, en haut et en avant avec le cœur, en haut et en arrière avec l'artère abdominale supérieure.

Dans l'abdomen, il est en rapport en bas avec la chaîne nerveuse, latéralement et en haut avec les puissantes masses musculaires pléales.

Il est composé d'une couche de cellules notablement plus petites que celles de l'intestin moyen. D'après son origine embryonnaire, comme dérivé de l'épiblaste, il possède un revêtement interne chitineux, et n'exerce probablement pas de fonction d'absorption.

Près de l'extrémité postérieure de l'intestin terminal, la muqueuse présente, sur une certaine longueur, une série de replis rappelant la disposition de la muqueuse décrite dans le canal rectal d'autres arthropodes, notamment des myriapodes [cf. BALBIANI (26, p. 69), VOGT et YUNG (29, vol. II, p. 107)].

Ces replis intéressent seulement la cuticule et l'épithélium; la couche musculaire ne participe pas au plissement. Les replis ont une forme générale triangulaire à sommet dirigé vers la lumière de la cavité intestinale. Ils sont de grandeur inégale. Leur nombre est variable. Ils sont arrangés

de telle sorte qu'une contraction modérée des muscles circulaires peut oblitérer totalement le canal intestinal. Ils paraissent donc jouer leur rôle de valvules, FIG. **17**.

Cette région de l'intestin a été décrite par IDE chez les Édriophthalmes sous le nom de sphincter (27, page 130, pl. III, figure 27).

Les coupes de l'intestin n'affectent cet aspect étoilé que sur une étendue assez restreinte; les plis s'arrêtent à quelque distance de l'ouverture anale. Cette portion tout à fait postérieure de l'intestin, ou rectum, est munie d'une puissante musculature : d'une part des muscles circulaires servant à la constriction, d'autre part des muscles radiaires ou dilatateurs, reliant la paroi de l'intestin à la paroi du corps, FIG. **18**.

L'anus s'ouvre à la face inférieure du telson.

E. *Les glandes digestives.*

Les Sympodes ne possèdent comme glandes annexes du tractus intestinal que des glandes digestives, encore appelées glande hépatique ou hépatopancréas. Ils n'ont pas les glandes salivaires qu'on trouve chez d'autres crustacés.

Chez le *Diastylis Rathkei*, ces glandes sont composées de trois paires de lobules, qui s'unissent en un canal hépatique unique se déversant dans le tractus intestinal à l'union de l'estomac avec l'intestin moyen, FIG. **1** à **3**, **15** et **16**.

Sur chaque face latérale de l'intestin, on voit trois lobules; l'inférieur est le plus long, le supérieur est le plus court. L'inférieur et le moyen vont d'avant en arrière parallèlement au grand axe du corps, et leur extrémité libre dépasse légèrement le niveau du bord postérieur du bouclier. L'inférieur court le long de la face inférieure du tube digestif, le moyen le long de la face latérale, le supérieur le long des faces supérieure et latérale; ce dernier est recourbé vers l'avant à son extrémité libre; aussi les coupes horizontales faites à ce niveau montrent la section de quatre lumières glandulaires, le lobe supérieur étant coupé deux fois.

En section transversale, chacun des lobes glandulaires paraît formé d'un nombre restreint de grandes cellules de forme conique, à sommet plongeant librement dans la lumière de la glande. Le noyau est relégué d'ordinaire près de la base. Le protoplasme, finement granulé, est rempli de vacuoles.

Ces cellules déversent leur contenu dans la lumière de la glande par rupture de leur membrane.

Presque toutes les cellules d'un lobule ou d'une portion de lobule se trouvent toujours au même stade. Ainsi on trouve des coupes de lobules dont les cellules ne renferment pas encore beaucoup de substances sécrétoires. Leur noyau, de grandeur moyenne, prend fortement les couleurs basiques; la lumière de la glande est béante et les cellules, coniques, ne se touchent pas par leur sommet.

D'autres fois, toutes les cellules sont gorgées de substances sécrétoires. Les cellules sont remplies d'alvéoles; le noyau est grand; la forme conique a disparu par réplétion des cellules, entre le sommet desquelles il n'y a plus d'espace.

Enfin on peut voir des coupes de lobules glandulaires dont toutes les cellules viennent de se rompre; elles sont affaissées, le noyau est relégué tout à fait à la base; toute la lumière de la glande est alors remplie de suc digestif.

F. *La musculature du tube digestif.*

Le tube digestif de ces petits Crustacés est soumis à l'influence d'une série de muscles qui exercent sur lui une action directe ou éloignée. Les muscles propres constituent cependant un système très simple.

On observe dans toute la longueur du tractus intestinal un système de muscles circulaires et de muscles longitudinaux.

A la partie tout à fait antérieure du tube digestif, le toit de l'œsophage porte une paire de muscles qui relient ses deux angles supérieurs à l'exosquelette, FIG. 4, *m*.

Des muscles radiaires, dilatateurs, reliant la paroi intestinale à la paroi du corps, se voient dans l'intestin terminal, dans la portion située en arrière de la région du sphincter; nous en avons parlé plus haut, FIG. 18.

Nous n'avons pas réussi à voir les muscles spéciaux que les auteurs ont décrits comme exerçant des actions particulières sur certaines pièces de l'estomac.

Il est probable que chez des animaux si petits et pourvus, en dehors des muscles propres de l'intestin, d'un système musculaire si puissant, tous les muscles logés à l'intérieur du corps peuvent exercer par leur contraction certaines pressions sur le tube digestif.

4. Revue comparative de quelques genres principaux de Sympodes.

Genre Diastylis. La description que nous venons de donner du tube digestif du *Diastylis Rathkei* s'applique aux autres espèces de ce genre, entre autres au *D. Bradyi* et au *D. scorpioides*, que nous avons étudiés avec les mêmes méthodes.

Les différences ne portent que sur des détails insignifiants de l'armature des poils de l'estomac et ne méritent pas une description spéciale.

Ce genre possède trois paires de lobules aux glandes digestives.

Genre Bodotria. Le genre *Bodotria* nous a fourni deux sujets d'études, *B. scorpioides* et *B. arenosa.* S'il est vrai que ces deux espèces diffèrent très peu par leurs caractères externes, elles diffèrent encore moins par l'organisation de leur squelette stomodéal.

Leur tube digestif se rapproche beaucoup de celui des *Diastylis.*

Un seul caractère mérite d'être noté; il est figuré pl. II, FIG. 19. Tandis que, chez les *Diastylis*, la pièce cardiaque inférieure se porte librement en arrière au-dessus des lames latérales pyloriques, chez les *Bodotria*, cette pièce se place comme un coin entre les deux lames latérales.

Ce genre a des glandes digestives de forme particulière : elles se composent d'une seule paire de lobes, qui sont bifurqués dans leur tiers postérieur.

Genre Pseudocuma. Nous avons eu l'occasion d'étudier les deux espèces connues de ce genre : *Ps. similis*, G. O. SARS, et *Ps. longicornis*, SP. B.

L'estomac des *Pseudocuma* ressemble à celui des deux genres précédents. Toutes les saillies, tous les systèmes de poils qui caractérisent le type se retrouvent ici, FIG. 9 *a*. La faible taille de ces animaux par rapport au *Diastylis* entraîne cependant une réduction dans le nombre de poils.

Il y a toutefois un caractère particulier qui différencie ce genre des deux précédents : il porte encore une fois sur la pièce cardiaque inférieure. Celle-ci, au lieu de se dégager à sa base et de plonger librement vers l'intestin, reste soudée par son bord inférieur au bord supérieur de la saillie pylorique inférieure.

Dans la coupe transversale représentée FIG. 20, on reconnaît aisément les trois lobes de la saillie cardiaque inférieure soudés au sommet de la

saillie inférieure pylorique. Il est à remarquer que cette saillie trilobée est enclavée entre les deux lames latérales, à la hauteur de leur bord libre. C'est la même position que nous avons vue occupée par la pièce cardiaque inférieure chez le genre *Bodotria*.

Les glandes digestives des *Pseudocuma* ont deux paires de lobules.

Genre Leucon. Nous avons examiné trois espèces de ce genre : *L. fulvus, nasicoides* et *pallidus*.

Leur estomac ressemble à celui du genre précédent, en ce que la saillie cardiaque inférieure est très peu importante.

La paroi supérieure de l'estomac est très courte.

Les glandes digestives des *Leucon* sont particulièrement bien développées : elles ont quatre paires de lobules, dont le troisième est le plus long.

Genre Eudorella. Ce genre, très voisin du précédent, prête aux mêmes remarques.

Genre Campylaspis. L'estomac des petites espèces appartenant à ce genre ressemble beaucoup à celui du *Pseudocuma;* cependant chez ces derniers cet organe est proportionnellement mieux développé; toutes les pièces squelettiques y présentent une structure plus nette.

Les *Campylaspis* n'ont qu'une seule paire de lobules aux glandes digestives.

Genre Cumopsis. La pièce cardiaque inférieure est très peu développée. La paroi supérieure de l'estomac est très réduite.

Ce genre possède deux paires de lobules aux glandes digestives.

En résumé, l'estomac des Sympodes peut se ramener à un type unique, qui atteint son plein développement chez les Diastylides. En dehors des variations de la pièce cardiaque inférieure, il n'existe entre les divers genres que de légères différences imputables surtout à la taille des individus. Ainsi dans la famille des Cumides, nous trouvons d'une part une pièce cardiaque inférieure bien nette chez les grands *Bodotria*, d'autre part un estomac plus simple chez les petits *Cumopsis*.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'examiner, au point de vue anatomique, des représentants des familles des Lampropides, des Platyaspides, et des Vauntompsonides, dont toutes les espèces sont des raretés. Les cinq autres familles de Sympodes, dont nous avons pu étudier les représentants principaux, sont précisément celles qui renferment le plus d'espèces et les

espèces les plus répandues. Il nous est donc permis de déclarer que l'estomac de tous les Sympodes se réduit à un type unique qui atteint son organisation la plus élevée chez les Diastylides, parmi lesquels nous avons choisi notre type *Diastylis Rathkei*.

IV. L'ESTOMAC DES SYMPODES COMPARÉ A CELUI DES AUTRES MALACOSTRACÉS.

A. *Aperçu sur la structure de l'estomac des Malacostracés.*

La structure si complexe et si difficile à interpréter de l'estomac des Crustacés supérieurs a fait l'objet de nombreux travaux. Les Décapodes ont été étudiés avec une précision remarquable notamment dans les mémoires de Nauck (17), Mocquart (24), Albert (21, 22), Coutière (30), etc. Les Édriophthalmes ont été traités à ce point de vue dans les travaux de Lereboullet (8), Huet (23), et surtout de Ide (27). Les Stomatopodes ont été examinés assez superficiellement par quelques auteurs. Enfin un récent mémoire de C. Gelderd (33) décrit le tube digestif des Schizopodes.

Les groupes de Malacostracés présentent entre eux des différences notables dans la structure de leur exosquelette. Il en est de même de leur squelette interne et particulièrement de leur squelette stomodéal, dont nous nous occuperons.

a. *Edriophthalmes* (fig. A et B).

L'estomac des Édriophthalmes (la « poche malaxatrice » de Ide) est une poche en forme d'entonnoir, coupé obliquement de haut en bas à sa grande ouverture et à sommet dirigé en avant, fig. A. On y distingue une portion antérieure, dite cardiaque, qui n'est pas séparée par des limites précises d'une portion postérieure, dite pylorique. A cette poche on peut considérer un plancher, une face supérieure et deux faces latérales. Chacune de ces faces est garnie de pièces épaisses de chitine, ornées de poils, de soies et d'épines. Les pièces squelettiques typiques des Édriophthalmes sont les suivantes [1] :

1. Dans la moitié postérieure du plancher, et sur la ligne médiosa-

[1] Nous admettons les cinq pièces typiques proposées par Ide en 1891 (27).

gittale, se dresse une saillie qui, vue de côté, affecte la forme d'un triangle fixé par un de ses côtés et dont le sommet est dirigé en arrière, FIG. A.

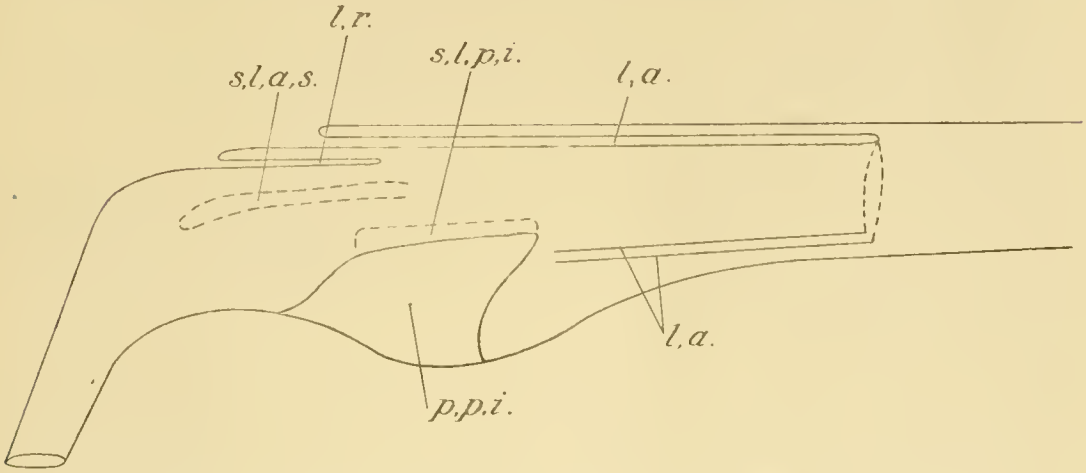


FIG. A. Coupe schématique sagittale médiane de l'estomac des Édriophthalmes.

s. l. a. s. : Saillie latérale antéro-supérieure
s. l. p. i. : Saillie latérale postéro-inférieure.
p. p. i. : Pièce pylorique inférieure.
l. a. : Lame annulaire.
l. r. : Lame recouvrante.

C'est la pièce pylorique inférieure médiane, le « pylorikales inferomedianum » des Allemands.

En coupe transversale, FIG. B, cette pièce offre l'aspect d'un triangle à bords concaves. La concavité de ces bords latéraux est fermée par une série très dense de poils qui peuvent même parfois se fusionner en plaque. Ces poils sont insérés à l'angle inférieur du triangle, et libres en haut. Ils forment donc ainsi une cavité, un canal, qui court latéralement le long de la saillie pylorique inférieure et que nous avons appelé « gouttière pylorique ». Notons que chez les Édriophthalmes les poils qui limitent les gouttières sont toujours droits.

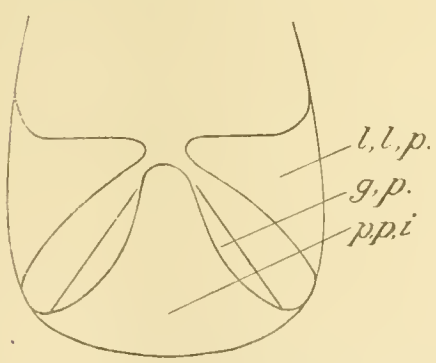


FIG. B. Coupe transversale schématique de l'estomac des Édriophthalmes, au niveau de la pièce pylorique inférieure, *p p. i.*

l. l. p. : Lame latérale pylorique.
g. p. : Gouttière pylorique.

Quand ils sont soudés en plaque et que leur bord libre est intimement appliqué contre l'angle supérieur de la saillie pylorique, ils peuvent donner l'illusion d'une cavité close. C'est ainsi que IDE a décrit les gouttières pyloriques sous le nom de « cavités intracuticulaires ».

Ces gouttières sont au nombre de deux ou de quatre chez les Édriophthalmes. Ide en cite une paire chez les Isopodes et chez tous les Amphipodes qu'il a examinés, excepté chez le *Gammarus* où il en figure deux. Il faudrait des recherches complémentaires à ce sujet.

2. Une saillie latérale supéro-antérieure commence à la limite de l'œsophage et se dirige de là vers l'arrière.

3. Une deuxième saillie latérale, postéro inférieure ou pylorique, a des rapports intimes avec la pièce pylorique impaire. Elle commence au même niveau que celle-ci et se termine à la limite postérieure de l'estomac.

A la face supérieure de l'estomac, les Édriophthalmes ne montrent aucune pièce typique constante.

Aux cinq pièces que nous venons de citer peuvent s'en ajouter d'autres, d'importance secondaire, paires ou impaires. Citons entre autres des pièces latérales courtes situées au cardia, et pouvant faire office de valvules cardiaques, et une pièce impaire que l'on trouve parfois à la face supérieure, également au cardia (*Idotea*).

Outre ces pièces squelettiques impaires, l'estomac des Édriophthalmes est caractérisé par des productions spéciales, les lames annulaires et la lame recouvrante [Cf. Mayer (19) et surtout Ide (27)], qui sont des sortes d'invaginations de la paroi de l'estomac dans l'intestin. Notons à ce propos que, selon Ide, ces invaginations seraient dépendantes de l'intestin moyen, opinion contraire à celle des anciens auteurs, et contraire aussi à ce que nous avons trouvé chez la *Caprella linearis*, où sur toute la longueur des parois de la lame annulaire, nous avons pu voir la continuation de toutes les saillies chitineuses de la partie postérieure de l'estomac.

En résumé, l'estomac des Édriophthalmes présente les caractères suivants :

1. Il possède les cinq pièces stomacales typiques.

2. Il est indivis.

3. Il a des gouttières pyloriques simples et peu nombreuses (1 ou 2 paires) et fermées extérieurement par une rangée de poils droits.

4. Il offre des productions spéciales, lame annulaire et lame recouvrante.

b. *Podophthalmes* (fig. C, D et E.).

L'estomac des Podophthalmes présente un facies particulier : il est nettement divisé en deux compartiments, un antérieur ou cardiaque, un postérieur ou pylorique, fig. C.

Il faut avant tout prendre en considération que l'estomac infiniment compliqué des Décapodes et des Stomatopodes adultes dérive de l'estomac bien plus simple de leurs larves. Celui-ci ne possède que quelques pièces chitineuses. A mesure que l'animal avance en développement, elles se com-

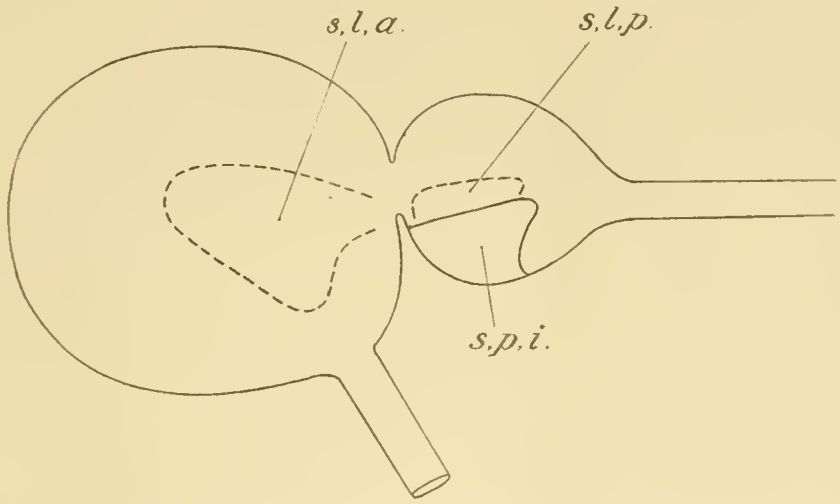


FIG. C Coupe sagittale mediane schématique de l'estomac des Podophthalmes, montrant l'étranglement qui le sépare en deux chambres, cardiaque et pylorique, ainsi que les pièces squelettiques.

s. l. a. : Saillie latérale antérieure.
s. l. p. : Saillie latérale postérieure.
s. p. i. : Pièce pylorique inférieure.

pliquent, et des formations secondaires s'y ajoutent; les concrétions calcaires se déposent, et on arrive au squelette compliqué de l'estomac des Décapodes supérieurs, qui a été si patiemment et si complètement étudié par NAUCK, ALBERT et MOCQUART.

Les Schizopodes ont été étudiés par C. GELDERD (33). Ils ont un estomac nettement divisé en deux chambres, cardiaque et pylorique. La première renferme une paire de pièces latérales cardiaques, correspondant aux pièces latérales antéro-supérieures des Édriophthalmes. Dans la deuxième se voient une paire de pièces latérales pyloriques et une pièce inférieure médiane. Celle-ci est pourvue de deux ou trois gouttières pyloriques (FIG. D).

Il existe en outre une pièce accessoire, impaire et médiane insérée sur la voûte [1].

[1] GELDERD assimile à tort cette paire à la pièce impaire de l'*Idotea* de IDE, qui est située au cardia et non à la limite des deux chambres stomacales. IDE verse d'ailleurs dans la même erreur en comparant la pièce de l'*Idotea* à la dent impaire des Décapodes.

L'étude de l'appareil digestif chez les larves de Déçapodes et de Stomatopodes n'a pas été faite d'une façon systématique. Nous avons entamé ce travail, que nous comptons publier un jour. Disons déjà dès maintenant que chez elles on trouve les cinq pièces typiques des Malacostracés [1].

Fig. D. Pièce pylorique inférieure d'un Schizopode, en coupe transversale.
g. p. : Gouttière pylorique.

La pièce pylorique inférieure est particulièrement intéressante chez les Podophthalmes. Chez les larves comme chez les adultes, elle présente, en coupe transversale, un aspect caractéristique, figuré d'ailleurs par les auteurs qui ont fait des études microscopiques sur l'estomac des Décapodes, p. ex. Coutière (30, pl. II).

Cette pièce a une forme triangulaire, et tout le long de ses deux faces libres se trouvent des séries très denses de poils insérés perpendiculairement à ces faces, mais incurvés vers le haut de façon à donner naissance à des gouttières pyloriques. Les fig. D et E montrent l'aspect typique de cette pièce chez les Podophthalmes.

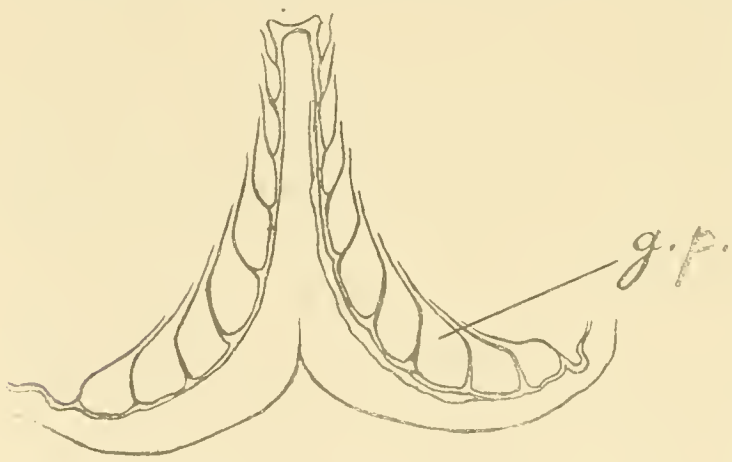


Fig. E. Pièce pylorique inférieure d'un Décapode, en coupe transversale.
g. p. : Gouttière pylorique.

On a remarqué que le nombre des gouttières augmente à mesure que le Podophthalme est plus élevé en organisation.

Notons ici que, si la paire de pièces antéro-supérieures peut subir quelques modifications et offrir parfois des difficultés d'interprétation, en revanche *chez tous les Malacostracés* la paire de lames latérales pyloriques et

[1] Nous avons plus spécialement examiné jusqu'ici la larve *Erichthus* de *Squilla*, et les différents stades larvaires de *Crangon*, de *Gebia littoralis* et de *Callianassa subterranea*.

la pièce pylorique inférieure sont toujours présentes dans un mode typique et ont entre elles des rapports constants.

L'estomac des Podophthalmes a donc les caractères suivants :

1. Il se laisse reconnaître à première vue à la division nette en deux compartiments, et à la forme générale qui en résulte : deux poches arrondies successives, l'antérieure plus volumineuse que la postérieure ; l'œsophage se jetant dans la partie la plus déclive de la sphère, et par conséquent une partie de la poche débordant le cardia en avant.

2. Il possède les cinq pièces squelettiques typiques. Notons cependant que, chez les Décapodes et les Stomatopodes adultes, les pièces latérales sont très compliquées.

3. Il a des gouttières pyloriques nombreuses et de forme particulière, fermées en dehors par des poils recourbés.

4. Il n'a pas de productions équivalant à la lame annulaire ou à la lame recouvrante des Édriophthalmes.

* * *

Les auteurs qui ont traité de l'estomac des Crustacés ont tous compris la grande importance de la structure du stomodéum et de son squelette au point de vue classification.

Ainsi Albert (22), après l'analyse d'un très grand nombre de Décapodes, en arrive à déclarer que, d'après la structure de l'estomac, ils se classent de la même façon, et avec des caractères très nets, que par l'étude des caractères externes si soigneusement faite par Boas (18). Celui-ci distingue dans les Décapodes des *Natantia*, des *Penœidæ* et des Eucyphotes. Or, Albert trouve aux premiers un type d'estomac très primitif ; les seconds sont caractérisés par la présence de pièces dorsales cardiaques bien développées ; les Eucyphotes enfin sont dépourvus de ces pièces, etc.

Aussi chez des animaux comme les Sympodes, dont la position en systématique est si controversée, l'examen comparatif de l'estomac peut apporter de nouvelles lumières à ce sujet.

B. *La position des Sympodes en systématique.*

Depuis la description du premier Sympode, en 1780, par Lepechin, ces animaux ont été classés successivement dans les subdivisions les plus diverses des Malacostracés. Et même pendant bien longtemps, de savants

spécialistes, comme H. Milne-Edwards, Agassiz, Dana, les considérèrent comme des formes larvaires de Crustacés supérieurs. Notons même à ce propos que H. Milne-Edwards, après avoir créé en 1828 (2, page 292) un genre, et décrit une espèce nouvelle de Sympode (*Cuma Audouini*), abandonna ses premières idées, et quelques années plus tard, il « soupçonne même que cet animal n'est autre chose que quelque larve de crustacé décapode » (3, vol III, p. 553).

Le court aperçu historique ci-dessous donnera une idée des tribulations subies par les Sympodes, et montrera combien en certains cas peut entraîner de difficultés la classification d'après les seuls caractères extérieurs.

En 1842, Erichson considère les Sympodes comme des Décapodes modifiés, et les place à côté des Carides.

En 1843, Goodsir (4) propose de les classer parmi les formes inférieures de Macroures, entre celles-ci et les Stomatopodes.

En 1846, Kröyer (5) crée la famille des Cumacés, qu'il rapproche des Mysides, et qu'il range entre les Crangonides et les Thysanopodes.

En 1853, Bell (7) reproduit in extenso la note de Goodsir (1843), admet les conclusions de cet auteur, et en conséquence il classe les Sympodes parmi les Podophthalmes.

En 1856, Spence Bate, dans ses « British Diastylidæ » (8), place les Sympodes connus dans sa famille des *Diastylidæ*, parmi les Crustacés supérieurs, près des Stomatopodes.

En 1861, P. J. Van Beneden (10, p. 87) fait l'histoire du groupe qui nous occupe et place « les cumadés à côté des mysis, comme un degré inférieur à ces derniers ».

En 1865, G. O. Sars, dans son grand travail sur les Cumacés du Nord (11), discute la situation systématique des Sympodes. Il énumère les caractères qu'ils partagent avec les Édriophthalmes et avec les Podophthalmes : il admet un instant l'hypothèse qu'ils pourraient bien constituer un groupe intermédiaire entre les deux, mais dans la conclusion de son travail, il les range à côté des Schizopodes.

En 1870, A. Dohrn (14) publie un travail intéressant au point de vue qui nous occupe : d'après cet auteur, le développement embryonnaire des Sympodes serait semblable à celui des Isopodes.

En 1871, Claus partant de ce travail, classe les Sympodes parmi les Arthrostracés, mais plus tard (1878) il les remet dans le groupe des Thoracostracés.

En 1878, G. O. Sars (16), après un aperçu général des caractères des Sympodes, arrive à la conclusion qu'ils doivent être mis entre les Thoracostracés et les Arthrostracés, comme un lien unissant ces deux groupes [1].

Depuis lors, les Sympodes ont continué à être classés tantôt parmi les Podophthalmes, tantôt parmi les Édriophthalmes; mais aucun argument nouveau ne fut apporté en faveur de l'une ou de l'autre de ces classifications.

Le Prof. Sars a entretemps persévéré dans son idée émise en 1879 [Cf. sa belle publication de 1900 sur les Cumacés de Norvège (31)].

Nos recherches anatomiques nous paraissent un nouvel argument en faveur de la théorie de Sars, qui tend à isoler le groupe des Sympodes.

En effet, d'une part, si par la présence d'un bouclier et par la forme de la plupart de leurs appendices, les Sympodes s'approchent des Podophthalmes, d'autre part leurs yeux sessiles et la structure de leurs premières maxilles indiquent un certain degré de parenté avec les Édriophthalmes; au surplus, leur premier développement embryonnaire est semblable à celui des Isopodes.

L'étude de leur tube digestif et spécialement de leur estomac les éloigne encore des Thoracostracés. En effet, l'estomac des Sympodes est plutôt un estomac d'Édriophthalme, car il lui manque les deux grands caractères distinctifs de cet organe chez les Thoracostracés, la division en deux compartiments et les rangées multiples de poils incurvés sur la pièce pylorique impaire.

1. Il n'est pas divisé en deux compartiments : il n'offre pas la moindre trace d'étranglement et, qui plus est, sa face supérieure est bien plus courte que sa face inférieure, tout comme chez les Édriophthalmes : la limite entre l'estomac et l'intestin moyen est dirigée selon une ligne très oblique de haut en bas et d'avant en arrière, en sorte que la voûte de l'estomac est beaucoup plus petite que le plancher. Chez les Thoracostracés au contraire, l'estomac est composé de deux sacs réguliers, et l'intestin moyen commence à l'étranglement pylorique selon une direction transversale.

2. Le système pileux de la pièce pylorique est très simple : il est formé sur chaque face de cette pièce par une rangée unique de poils droits, comme chez les Édriophthalmes. Cette même pièce présente chez les Podophthalmes le facies particulier et tout différent que nous avons décrit plus haut.

---

[1] For nærværende skulde jeg helst tilböjelig til at betragte dem som repræsenterende en egen storre Afdeling af de höiere Krebsdyr (Malacostraca) midt imellem Thoracostraca og Arthrostraca, dannende et naturligt Bindeled mellem begge (16, p. 4).

Mais s'il est vrai, ainsi que nous venons de le voir, que l'estomac des Sympodes est très semblable à celui des Édriophthalmes, il offre cependant des particularités qui ne permettent pas de l'identifier avec lui.

1. Citons d'abord la présence, chez tous les Sympodes, d'une pièce cardiaque impaire du plancher, nettement formée chez toutes les espèces que nous avons examinées, et acquérant chez les mieux organisées (les Diastylides) des proportions égales à celles de la si importante pièce pylorique impaire.

Les Édriophthalmes ne possèdent pas de production pareille.

2. Notons encore que les Sympodes n'offrent pas trace de lame recouvrante ni de lame annulaire, — productions caractéristiques de l'estomac des Édriophthalmes, existant à l'état d'ébauche pourtant très nette chez les uns (Isopodes terrestres) et énormément développée chez les autres (Lémodipodes et Crevettines).

En résumé, les Sympodes ne sont ni des Édriophthalmes ni des Podophthalmes, il est impossible de les faire entrer dans le cadre d'un de ces groupes avec les caractères qu'on leur accorde actuellement. Mais ils se rapprochent incontestablement davantage du premier.

Nous pensons avec le Prof. Sars qu'il serait rationnel de les placer entre ces deux grandes subdivisions de Malacostracés, comme un groupe distinct de l'une et de l'autre.

BIBLIOGRAPHIE.

1 1780 *Lepechin, J.* : Tres Oniscorum species; Acta Academ. scient. Petropolitan. pro anno 1778, pars prior.

2 1828 *Milne Edwards, H.* : Mémoire sur quelques crustacés nouveaux; Annales des sciences naturelles, tome XIII.

3 1834 » Histoire naturelle des crustacés. Paris.

4 1843 *Goodsir, H.* : Description of the genus Cuma and of two new genera allied to it; Edinburgh new philosophical Journal, vol. 34.

5 1846 *Kröyer, H* : Om Cumaernes Familie; Naturhistorisk Tidsskrift, 2. Raekke, II.

6 1846 (?) *Kröyer, H.* (?) : Voyages de la Commission scientifique du Nord en Scandinavie, en Laponie, au Spitzberg et aux Feroë, publiés sous la direction de P. Gaimard. Paris, sans date. L'atlas des Crustacés est attribué à *Henrik Kröyer*.

7 1853 *Bell, Th.* : A history of the British stalk-eyed Crustacea. London.

8 1853 *Leveboullet, A.* : Mémoire sur les crustacés de la famille des clopportides qui habitent les environs de Strasbourg. Strasbourg.

9 1856 *Spence Bate, C.* : On the British Diastylidæ; Annals and Mag. of Nat. Hist, 2. ser., vol. XVII.

10 1861 *Van Beneden, P. J.* : Recherches sur la faune littorale de Belgique. Crustacés; Mémoires de l'Acad. de Belgique, tome XXXIII.

11 1865 *Sars, G. O.* : Om den aberranten Krebsdyigruppe Cumacea og dens nordiske Arter; Forhandl. i Vid. selsk. i Christiania, Aar 1864.

12 1865 *Müller, F* : Ueber Cumaceen; Archiv für Naturgeschichte, 31. Jahrgang, Band I.

13 1867 *Sars, G. O.* : Histoire naturelle des crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania.

14 1870 *Dohrn, A.* : Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Arthropoden, Erstes Heft, I, Cumaceen; Jenaische Zeitschr. für Mediz. und Naturwissensch., Band V.

15 1871 *Sars, G. O.* : Beskrivelse af de paa Fregatten Josephines Expedition fundne Cumaceer; Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bandet 9, N° 13.

16 1878 » Nye Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Invertebratfauna. II. Middelhavets Cumaceer; Archiv for Mathematik og Naturvidenskab. Kristiania.

17 1880 *Nauck, E.* : Das Kaugerüst der Brachyuren; Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. XXXIV.

18 1880 *Boas, J. E. V.* : Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold Kjöbenhavn.

19 1882 *Mayer, P.* : Die Caprelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte; Fauna und Flora des Golfes von Neapel. VI. Monographie.

20 1883 *Burmester, Joh.* : Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Cuma Rathkii* Kr Inaugural-Dissertation, Universität Kiel. Kellinghusen.

21 1883 *Albert, F.* : Ueber das Kaugerüst der Makruren. Inaugural-Dissertation, Göttingen.

22 1883 » Das Kaugerüst der Dekapoden; Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. XXXIX

23 1883 *Huet, L.* : Nouvelles recherches sur les crustacés isopodes; Journal de l'anat. et de la physiol. de Robin, t. XIX.

24 1884 *Mocquart, F.* : Recherches anatomiques sur l'estomac des crustacés podophthalmaires; Annales des sciences natur., 6e série, tome 16.

25 1886 *Gerstaecker, A.* : Arthropoda; Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.

26 1890 *Balbiani, E. G.* : Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops; Archives de zool. expérim. et génér., 2e série, tome VIII.

27 1892 *Ide, M.* : Le tube digestif des édriophthalmes; La Cellule, tome VIII.

28 1893 *Butschinsky, P.* : Zur Embryologie der Cumaceen; Zool Anzeiger.

29 1894 *Vogt* et *Yung* : Anatomie comparée pratique. Tome II, Paris.

30 1899 *Coutière, H* : Les Alpheidæ, Morphologie interne et externe, formes larvaires, bionomie; Annales des sc. nat., 8e série, Zool., tome IX.

31 1900 *Sars, G. O.* : An account of the Crustacea of Norway, vol III. Cumacea. Bergens Museum.

32 1906 *Calman, W. T.* : The marine fauna of the west coast of Ireland; Report of the sea and inland fisheries of Ireland for 1904, p. II.

33 1909 *Gelderd, C.* : Research on the digestive system of the Schizopoda; La Cellule, tome XXV.

EXPLICATION DES PLANCHES.

A moins d'indication contraire, les dessins se rapportent au *Diastylis Rathkei* Kr.

La fig. 1 est en partie schématisée.

Toutes les figures ont été dessinées à l'aide du prisme de Abbe, à la hauteur de la table du microscope, et au même grossissement : Zeiss, objectif D, oculaire 4.

LETTRES DÉSIGNANT LES MÊMES OBJETS DANS LES DIFFÉRENTES FIGURES.

c. h. = canal hépatique.
g. p. = gouttière pylorique.
int. m. = intestin moyen.
int. t. = intestin terminal.
l. l. p. = lames latérales pyloriques.
m. = muscle.
md. = mandibule.
œs. = œsophage.
p. i. c. = pièce cardiaque inférieure.
p. p. i. = pièce pylorique inférieure.
s. i. = saillie inférieure de l'œsophage.
s. l. = saillie latérale de l'œsophage.
s. s. = saillie supérieure de l'œsophage.
s. l. a. s. = saillie latérale antéro-supérieure.
s. s. e. = saillie supérieure de l'estomac.

PLANCHE I.

FIG. **1**. Dessin d'ensemble, moins les derniers segments pléaux, d'un *Diastylis Rathkei* mâle, montrant, un peu schématisée, l'allure générale du tractus intestinal.

La ligne A B indique approximativement la limite de l'estomac et de l'intestin moyen. Le long de celui ci, on voit les trois lobes des glandes digestives, *gl. dig.*

FIG. **2**. Coupe sagittale presque médiane de l'œsophage, de l'estomac et du commencement de l'intestin moyen. Les lignes pointillées indiquent le niveau des coupes transversales, fig. **8** à **14**.

On y voit la section de toutes les pièces impaires médianes, ainsi que celle d'une lame latérale pylorique qui a été intéressée dans la coupe, parce que celle-ci n'est pas tout à fait médiane.

FIG. **3**. Coupe sagittale de l'œsophage et de l'estomac, un peu oblique de haut en bas et de dedans en dehors, pratiquée à environ mi-distance entre le plan médian et la paroi latérale de l'estomac. Elle montre la section de la saillie car-

diaque inféro médiane (*p. i. c.*), de la saillie pylorique inféro-médiane (*p. i. p.*), et de la lame pylorique latérale (*l. l. p.*). La coupe est destinée spécialement à montrer le crible formé par une infinité de fins et longs poils parallèles, qui ferment la gouttière pylorique située sur la face latérale de la *p. i p.*

FIG. **3** a. Vue d'ensemble d'une pièce cardiaque inférieure, obtenue par dissection d'un grand spécimen femelle de *D. Rathkei.* Ce dessin montre les cellules chitinisées qui forment le revêtement externe des pièces cardiaque et pylorique inférieures.

FIG. **4**. Bouche et œsophage en coupe transversale. En *md.*, la section des mandibules; en *m* , les muscles reliant les angles supérieurs de l'œsophage au squelette externe.

FIG. **5**. Coupe de l'œsophage, immédiatement en arrière de la bouche. Saillies latérales et saillies médianes inférieure et supérieure.

FIG. **6**. Coupe de l'œsophage vers le milieu de sa longueur. Les mêmes saillies que dans la figure précédente, mais beaucoup plus accusées. A remarquer surtout le développement des saillies latérales.

FIG. **7**. Coupe au niveau du cardia; système valvulaire cardiaque formé par les saillies médianes inférieure et supérieure et par les valvules cardiaques, *v. c.*

FIG. **8**. Section horizontale faite au niveau 8-8 de la FIG. **2**, dans la portion tout à fait antérieure de l'estomac. Sur le plancher, une saillie trilobée, *p. i. c.*, qui gagnera en hauteur vers l'arrière pour devenir la pièce inférieure cardiaque. Sur les parois latérales, des saillies arrondies, pourvues dans leur partie supérieure de tout petits poils. Sous leur portion très saillante, la section de gros poils arborisés. Plus bas, quelques poils longs, en groupes. En *s. s. e.*, la saillie du plafond, trilobée.

FIG. **8** a. Vue de face d'une partie de la saillie latérale antéro-supérieure, avec son revêtement de petits poils.

FIG. **9**. Coupe faite au niveau 9-9 de la FIG. **2**. La saillie latérale s'est divisée en 2 parties, une supérieure pourvue de très longs poils, et plus petite que l'inférieure. La *s. i. c.* a gagné en hauteur et tend à se dégager du plancher. La pièce *s. s. e.* est encore trilobée.

FIG. **9** a. Coupe de *Pseudocuma similis* au même niveau que la coupe 9 de *D. Rathkei.* On y voit les mêmes saillies affectant la même forme; cependant la *s. l. a. s.* est conformée un peu autrement.

PLANCHE II.

FIG. **10**. Coupe au niveau 10-10 de la FIG. **2**. Le plancher de l'estomac est descendu; la pièce cardiaque inférieure est devenue libre et se voit en coupe au-

dessus des lames latérales postéro-inférieures ou pyloriques. Sous celles-ci, la pièce pylorique inférieure, le long des deux faces de laquelle on aperçoit la section d'un grand nombre de poils des gouttières pyloriques.

Sur les parois latérales et en haut, les saillies latérales antéro-supérieures, bilobées. A sa voûte, la plaque impaire, qui n'est plus trilobée.

FIG. **11**. Coupe au niveau 11-11 de la FIG. **2**. Au centre, la coupe de la pièce cardiaque inférieure. Les lames latérales pyloriques sont devenues obliques, d'horizontales qu'elles étaient dans la coupe précédente. La pièce pylorique inférieure a gagné plus d'ampleur; sur ses côtés on voit les gouttières pyloriques, limitées par la section des poils dessinés de face dans la FIG. **3**.

Les saillies latérales antéro-supérieures se sont affaissées et ne sont plus représentées que par une large plaque. La saillie supérieure porte une rangée unique de poils, incurvés en arrière; on retrouve leur section dans la coupe suivante, FIG. **12**; on voit les mêmes poils représentés dans la FIG. **2**, au niveau 11-11.

FIG. **12**. Coupe au niveau 12-12 de la FIG. **2**. La pièce cardiaque inférieure est toujours visible, mais la coupe a intéressé sa partie tout à fait postérieure, car elle ne montre plus que du tissu chitinisé, sans cellules vivantes. La pièce pylorique inférieure est devenue libre; elle est entourée de la coupe des poils des gouttières pyloriques. Les lames latérales pyloriques sont devenues presque perpendiculaires. Sous la plaque de la voûte on voit la coupe des poils, dont nous avons vu l'insertion dans la figure précédente.

FIG. **13**. Coupe pratiquée au niveau (13)-(13) de la FIG. **2**. Les parois latérales sont formées d'énormes cellules de l'intestin moyen, tandis que les parois supérieure et inférieure appartiennent encore à l'estomac. Cette disposition prouve que, sur les côtés, la paroi intestinale pénètre plus en avant qu'au plancher et à la voûte de l'estomac.

On voit toujours, entre les deux lames latérales pyloriques, la section de la pièce inférieure pylorique. Sous elle, on aperçoit une fente allongée qui, comme nous le verrons dans les coupes suivantes, mène en arrière dans le canal hépatique.

FIG. **14**. Au niveau 14-14 de la FIG. **2**.

Le plancher seul n'appartient pas encore à l'intestin moyen. Le sommet de la fente est obturé par la pièce inférieure pylorique.

FIG. **15**. Le canal hépatique se dessine en *c. h.* et est près de se séparer de l'intestin.

FIG. **16**. Cette figure montre le canal hépatique, accolé à la paroi inférieure de l'intestin moyen.

FIG. **17**. Coupe transversale de l'intestin, au niveau du sphincter. Les muscles circulaires sont contractés, et les nombreux replis de la muqueuse ferment la lumière de l'intestin.

FIG. **18**. Coupe de l'intestin terminal, montrant les muscles circulaires constricteurs, et les muscles radiaires dilatateurs reliant l'intestin à la paroi du corps de l'animal.

FIG. **19**. *Bodotria scorpioides*. Coupe correspondant à la FIG. **10** du *Diastylis Rathkei*. La paroi supérieure de l'estomac est plus courte que chez le *Diastylis*, car on y reconnaît déjà les grandes cellules de l'intestin moyen. Sur les faces latérales, en haut, les saillies latérales antéro-supérieures; plus bas, les lames latérales pyloriques. Sur le plancher, la pièce pylorique inférieure avec ses gouttières.

Il faut noter ici que la *p. c. i.*, au lieu d'être située au-dessus des *l. l. p.* comme chez le *Diastylis*, est enfoncée en forme de coin entre l'extrémité libre de ces lames.

FIG. **20**. *Pseudocuma similis*. Coupe correspondant à la FIG. **12** du *Diastylis Rathkei*. On y voit la *s. s. c.*, les *s. l. a. s*, les *l. l. p.*

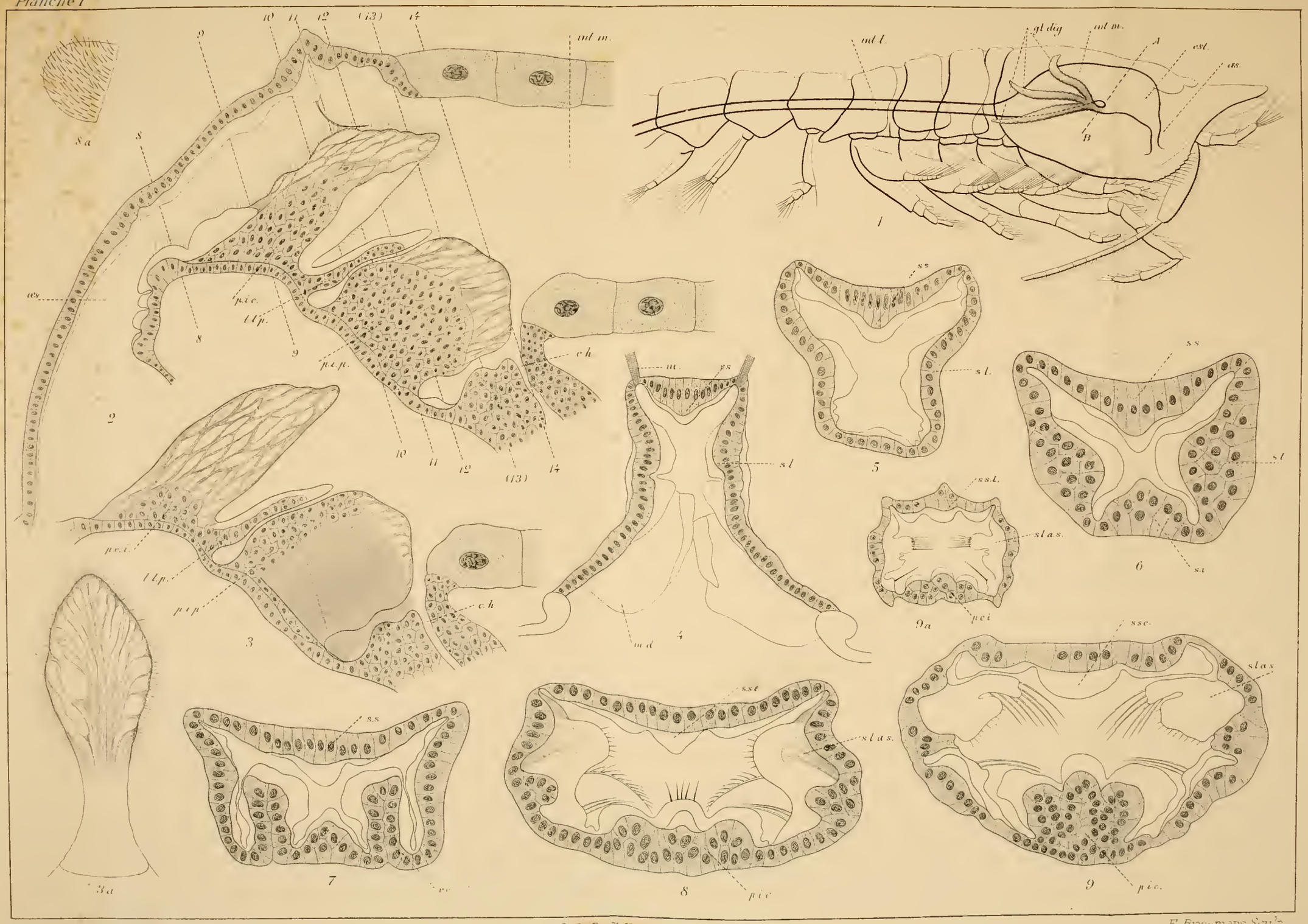
Il est à remarquer que la pièce cardiaque inférieure est accolée au bord supérieur de la pièce pylorique inférieure. La *p. c. i.* est très nettement trilobée chez le *Pseudocuma*. Elle se continue sous cet aspect vers l'arrière, quand elle s'accole à la *p. p. i.*; elle est facilement reconnaissable dans la figure, entre les extrémités libres des deux lames latérales pyloriques.

TABLE DES MATIÈRES.

PAGES

I. Introduction 351
II. Historique 352
III. Observations personnelles 355
1. Matériel 355
2. Méthode 355
a. Fixation 356
b. Enrobage 356
c. Coloration et montage 357
3. Description du tube digestif du *Diastylis Rathkei* 358
A. Œsophage 359
B. Estomac 360
C. Intestin moyen 364
D. Intestin terminal 365
E. Glandes digestives 366
F. Musculature du tube digestif 367
4. Revue comparative de quelques genres principaux de Sympodes . . 368
IV. L'estomac des Sympodes comparé à celui des autres Malacostracés . . 370
A. Aperçu sur la structure de l'estomac des Malacostracés . . . 370
a. Edriophthalmes 370
b. Podophthalmes 372
B. La position des Sympodes en systématique 375
Bibliographie 379
Explication des planches 381

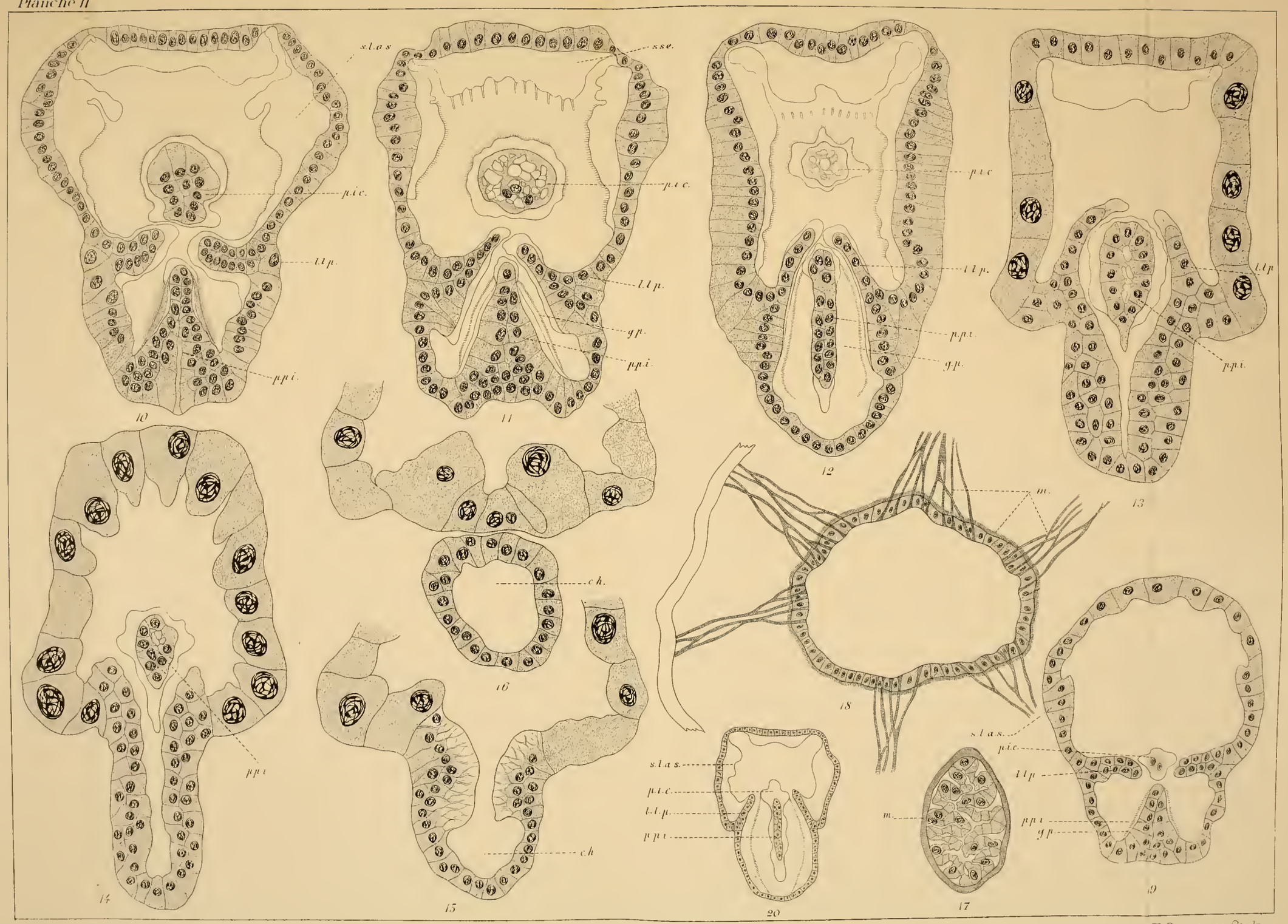
Planche I



Lith. De Tollenaere frères Bru

F. Biesemans Sculp

Planche II



L. Stappers ad nat. del.

Lith. De Tollenaere frères Brux

F. Biesemans Sculp.

SPERMATOGÉNÈSE DANS LES BATRACIENS.

V.

LA THÉORIE DE LA CHIASMATYPIE

Nouvelle interprétation des cinèses de maturation

PAR

F. A. JANSSENS

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 9 juillet 1909.)

LA THÉORIE DE LA CHIASMATYPIE

Nouvelle interprétation des cinèses de maturation.

A la suite des considérations théoriques que Weismann a fait valoir, beaucoup d'auteurs ont admis que les puissances héréditaires sont représentées dans le plasma germinatif par des particules matérielles, présentes déjà dans les éléments sexuels qui concourent à former l'œuf fécondé. C'est dans la partie chromatique du noyau qu'il faudrait chercher ces particules représentatives. Les plus récentes études sur les cinèses de maturation ont puissamment développé ces idées et ont montré la fécondité remarquable de la théorie weismannienne.

On peut dire que l'argument le plus puissant en faveur de cette théorie est la concordance merveilleuse entre les résultats des études faites d'une part par Mendel à une époque où les recherches cytologiques devaient naître encore, et d'autre part les résultats de ces recherches elles-mêmes acquis à une époque où les travaux et les lois de Mendel étaient ignorés encore par les cytologistes.

Cette concordance a été affirmée d'une façon très nette par Boveri. Il admet, en effet, que *les caractères mendéliens allélomorphiques sont portés dans le noyau par les chromosomes comparables.*

On sait que dans beaucoup d'animaux et de plantes les chromosomes possèdent des figures et des longueurs très différentes. Or, dans ces cas un grand nombre de travaux récents ont permis d'énoncer les propositions suivantes :

1° Dans chaque cellule somatique, un chromosome de figure et de grandeur déterminées trouve son jumeau. On y rencontre deux séries parallèles de chromosomes différents, dont les individus se ressemblent deux à deux (sauf pour les chromosomes accessoires).

2° Les chromosomes jumeaux sont d'origine différente. L'un d'eux est fourni par l'œuf et appartient donc à la race de la femelle, l'autre a été apporté par le spermatozoïde qui a fécondé cet œuf et provient donc de la race du mâle.

3° Pendant un des premiers stades de l'évolution des auxocytes, que nous avons appelé stade *amphitène*, les chromosomes semblables se conjuguent.

4° Lors du clivage des filaments *pachytènes* ces chromosomes reparaissent. Dans les *dyades*, on les trouve associés et plus ou moins enroulés.

5° L'hétérotypie sépare ces chromosomes et c'est pendant cette première cinèse que se produit la réduction en qualité postulée par WEISMANN et déjà entrevue par MENDEL dans sa *loi de la disjonction des caractères dans les gamètes.*

6° *Les auxocytes II* sont donc de race pure (MENDEL admet que les gamètes sont toujours de race pure) et l'homéotypie ne fait en somme que les multiplier par une cinèse dont les premières prophases s'observent déjà aux ascensions hétérotypiques. Cette deuxième cinèse suit si rapidement la première que ses premiers stades empiètent sur la cinèse précédente. L'homéotypie est une cinèse avec clivage longitudinal des chromosomes comme toutes les autres cinèses. Elle est donc équationnelle (ROUX).

Ces quatre dernières propositions ont été *surtout* défendues par l'école de Louvain et par Mr et Mme SCHREINER.

D'autres auteurs admettent que c'est la seconde des deux cinèses de maturation qui est réductionnelle et que la première au contraire est équationnelle. De rares auteurs, parmi lesquels nous citons surtout BONNEVIE et VEYDOVSKY, admettent encore actuellement que les deux cinèses de maturation sont équationnelles.

* * *

Cette théorie, très simple et élégante, ne nous a jamais complètement satisfait au moins pour ce qui regarde les deux cinèses de maturation et c'est pour cette raison que nous nous sommes remis à une étude plus soignée des deux cinèses - hétéro- et homéotypiques -. Nous donnons dans ce bref article les principales raisons de nos doutes et les principaux résultats de nos recherches, nous réservant d'insister plus longuement à l'occasion sur chacun des points qui y sont touchés.

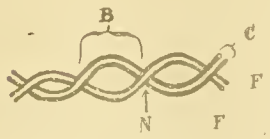
Dans sa séance du 5 mai 1908, la classe des sciences de l'Académie

Royale de Belgique a accepté le dépôt dans ses archives d'un pli cacheté que nous lui avions envoyé le 10 avril de cette même année. Ce pli contient les arguments que des études presque continuelles pendant deux années consécutives nous avaient permis de vérifier sur nos meilleures préparations du *Batracoseps attenuatus* et de diverses espèces de tritons. Nous avons laissé reposer assez longtemps cette étude et nous la livrons au public avec l'espoir qu'elle pourra aider à faire un peu de lumière dans cette question délicate.

§ I.

Raisons théoriques contre l'hypothèse actuelle.

1° Dans tout le règne animal et dans le règne végétal, certainement à partir des algues rouges les plus élevées, on voit apparaître la tétraspore. Cette formation a donc une importance capitale. S'il se produit là *quatre* spores et pas *deux*, c'est qu'elles doivent avoir chacune quelque chose de particulier. Or, toutes les études cytologiques modernes concluent à la formation de deux sortes de spores seulement. Il y a donc encore dans les faits quelque chose qui est resté énigmatique jusqu'à présent.



SCHEMA I.

Nous appellerons dans cette note du nom de *dyades* une couple de *chromosomes* en strepsinéma peu de temps avant la mise au fuseau. SCHEMA 1 *dyade*. C *chromosomes*. Nous appelons filaments F les deux chromosomes-fils résultant du clivage longitudinal de l'un d'eux. Nous appelons *chiasma* ou *nœud* N l'endroit d'entrecroisement des deux chromosomes d'une dyade; une *boucle* ou *entre-nœud* B l'ensemble formé par les *deux* chromosomes entre deux nœuds; enfin *segment* la partie d'*un* chromosome comprise entre deux *nœuds* ou *chiasmas*.

2° On ne comprend pas du tout le rôle d'une cinèse ordinaire à la fin des phénomènes de la maturation, et l'œuf semble aussi prêt à être fécondé après avoir expulsé le polocyte qu'après l'expulsion du second globule polaire. L'*homéotypie* ou seconde cinèse de maturation est une superfétation (très compliquée) encore absolument inexplicable.

3° Le long stade *pachytène* ne s'explique pas non plus dans la théorie « hétéro-homéotypique ». Il ne se trouve pas plus expliqué parce qu'on admet, quoique beaucoup d'observations semblent indiquer le contraire, qu'il n'implique pas la fusion des deux chromosomes parallèles. On ne le comprend pas du tout.

4° On ne saisit pas plus la signification de l'étape d'enroulement ou *strepsitène* si caractéristique et si générale. Si tout cela ne doit aboutir qu'à séparer deux chromosomes, c'est un mince résultat pour des efforts de plusieurs semaines et parfois de mois. La théorie constate ces faits, mais ne les interprète pas. Tout au plus l'aspect enroulé des chromosomes lui fournit-il un argument pour rejeter la vieille interprétation de FLEMMING disant qu'il s'agit là d'un simple clivage longitudinal des anses pachytènes.

La conjugaison et la formation des cordes lâchement enroulées restent des énigmes et des superfétations.

5° Enfin la théorie hétéro-homéotypique fournit certainement une explication intéressante de la loi de MENDEL, mais en cela même elle reste incomplète. On a signalé, en effet, des cas où il existe un plus grand nombre de caractères allélomorphiques nettement distincts qu'il n'y a de paires de chromosomes distincts.

Ici encore donc la théorie en vogue n'atteint pas à une explication complète.

* * *

Ces arguments ne reposant que sur la discussion de théories n'ont évidemment pas très grande valeur. Ils n'en possèderaient presque pas si toutes ces théories étaient du ressort d'un même cycle de travaux; mais il n'en est pas ainsi dans le cas présent et c'est ce qui donne une plus grande pertinence à ces critiques.

§ II.

La théorie manque de probabilité en présence des faits.

1° Ce qui caractérise avant tout les figures « *hétérotypiques* », c'est le *clivage longitudinal* des chromosomes aux *anaphases*.

a. Nous ferons remarquer tout d'abord que ce n'est pas là le moment où un clivage longitudinal se manifeste dans la cinèse. Un tel phénomène se produit d'ordinaire ou bien peu avant la cinèse, ou bien à l'équateur d'une figure métaphasique.

b. Si chaque chromosome était réellement clivé au moment de remonter au pôle, *ce clivage devrait disparaître par le fait de la traction* que subit le chromosome à ce moment. Cette traction tend à rapprocher et ac-

coler les deux éléments d'un même chromosome au lieu de les éloigner. Or, on observe le contraire.

Dans les figures en E p. ex., c'est *dans les deux branches libres* que le clivage longitudinal du chromosome, s'il existe, *se montrerait sans difficulté*, et c'est tout juste dans cette partie de la figure que, très souvent, il ne s'observe pas. Si deux filaments apparaissent, c'est plutôt dans le jambage vertical visiblement tendu. Donc il n'est pas probable qu'il s'agisse dans l'espèce d'un clivage longitudinal d'un chromosome.

c. Aux anaphases avancées, il arrive souvent que presque tous les chromosomes, sauf un ou deux, sont déjà au pôle et qu'on y trouve les V doubles. Dans ce cas, il arrive, FIG. **37** et **38**, qu'on trouve des V *à trois branches* aux pôles *réunis encore à l'équateur par une quatrième branche*. Il n'est pas probable que l'un des deux éléments résultant d'un clivage longitudinal resterait plus longtemps accolé que l'autre élément. Ils devraient se séparer en même temps.

2° Il n'est pas probable que les dyades résultent du *simple enroulement* de deux individualités *anatomiquement indépendantes*.

a. Aux ascensions polaires, ces dyades restent trop fortement rattachées. Le simple fait de l'enroulement, surtout très lâche que l'on observe, ne suffit pas pour expliquer ce fait. Il doit y avoir là autre chose.

b. Aux anaphases, les parties non déroulées des dyades devraient, s'il s'agissait d'un simple enroulement, se trouver sur le prolongement des parties déjà déroulées. Ceci n'est presque jamais le cas; surtout lors des anaphases avancées, les chromosomes ne devraient presque plus tenir et leurs extrémités devraient tout au plus se croiser encore suivant un angle très obtus de manière à devenir presque parallèles, SCHÉMA II, 1. C'est le contraire qui arrive. Surtout à la fin des anaphases, les deux bouts libres ont une direction perpendiculaire par rapport aux filaments en ascension. De plus ces deux parties libres ne sont pas situées l'une au-dessus de l'autre, SCHÉMA II, 2, mais elles sont exactement sur le prolongement l'une de l'autre, SCHÉMA II, 3.

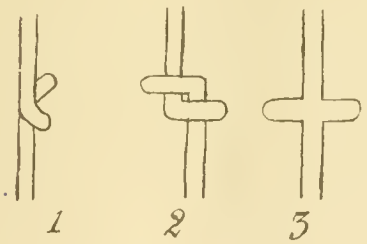


SCHÉMA II.

§ III.

Il ne manque pas de faits qui sont directement en opposition avec la théorie « hétéro-homéotypique ».

1° Si les V en anaphase « hétérotypique » subissaient réellement un clivage longitudinal de leurs branches au moment de leur ascension, les deux filaments sœurs ainsi formés devraient rester parallèles et cela surtout tant qu'ils conservent des attaches avec des parties non déroulées de la dyade dont ils dérivent. Or, très souvent ce parallélisme ne s'observe pas et il arrive même souvent que ces filaments sont très écartés, FIG. **19**, **20**, **21** et **22**. Ce fait est inconciliable avec la théorie d'un clivage équationnel des V aux anaphases hétérotypiques.

2° Bien souvent les rapports entre la partie du chromosome déjà en anaphase et la partie qui est encore à l'équateur ne sont pas ceux qu'ils devraient être conformément à la théorie ancienne.

a. Dans le cas d'anneaux par exemple, ceux-ci portent presque toujours deux épaississements, comme deux châtons, à l'endroit où les extrémités des dyades viennent se terminer librement. Chacun de ces châtons possède deux boutons représentant les extrémités des chromosomes primitivement enroulés. Pour satisfaire à l'exigence de l'hétérotypie, il faudrait que la branche qui vient rencontrer un châton aille se terminer *totalement dans l'un* de ces deux boutons, p. ex. dans celui de droite, et que celui qui vient du côté opposé se termine entièrement *dans l'autre*, p. ex. dans celui de gauche.

SCHÉMA III.

Il n'en est *jamais* ainsi. Toujours les branches des V tant de l'un que de l'autre pôle envoient un prolongement à chacun des deux boutons. Ces boutons sont le plus souvent déjà eux-mêmes divisés en deux. Chaque châton se trouve donc formé par une petite tétrade de sphérules, dont chacune est reliée à l'anneau. Au centre on voit une petite lumière, SCHÉMA III.

Ceci se présente, croyons-nous, chaque fois qu'il y a *anneau* hétérotypique. Les rapports sont parfois obscurs, mais certains.

b. D'autres fois, à des anaphases plus avancées, on trouve la disposition suivante. D'un côté les deux filaments du bâtonnet « clivé » en anaphase sont très rapprochés, de l'autre côté les deux filaments sont au

contraire très éloignés et touchent les premiers par leurs côtés extérieurs, SCHÉMA IVa, ou bien les divers filaments s'engrènent comme dans le SCHÉMA IVb. C'est là un fait indiscutable et que nous avons souvent observé, FIG. **23** et **35**.

c. Nous rapprochons de ce cas des aspects comme ceux de la FIG. **31**. Dans des cas semblables, on observe fréquemment qu'au moins deux des filaments anaphasiques remontant à des pôles opposés sont sensiblement parallèles à l'équateur, FIG. **31**, **32** [**24**, **25**, **29**].

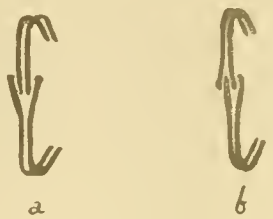


SCHÉMA IV.

d. Une telle disposition peut exister pour chacun des deux filaments des segments anaphasiques. On observe alors des figures assez compliquées inconciliables avec la théorie « hétéro-homéotypique », FIG. **17**, **18**, **22**.

Le SCHÉMA V nous représente ce cas dans un chromosome en E. On y remarque que les segments chromosomiaux qui se trouvent encore à l'équateur y sont clivés longitudinalement et que les filaments qui résultent de ce clivage remontent à des pôles différents comme dans le cas d'une cinèse somatique. Les filaments chromosomiaux parallèles qui remontent ensemble à un même pôle ne proviennent donc pas ici du clivage d'un jambage d'un V chromosomial primitivement unique, mais dérivent en réalité de deux segments chromosomiaux différents.

SCHÉMA V.

Plusieurs auteurs ont figuré une telle disposition. Citons parmi eux, en toute première ligne, Mr et Mme SCHEINER, 1905, I, fig. 48, 49, 52, 56 et d'autres. A la page 24 de leur travail, les savants norvégiens tentent une explication de cette disposition. D'après eux, il s'agirait là d'une soudure secondaire. Ils doivent cependant reconnaître que leur interprétation est très hasardée : « Wir vermögen uns keine klare Meinung darüber zu bilden, durch welche Kräfte diese eigentümliche Formveränderung der Chromosomen bewirkt werden. » La même remarque vaut, d'après eux, pour des figures analogues observées dans la salamandre, fig. 22a (ibidem, II). Ce sont aussi des figures de ce genre qui ont gêné bien d'autres auteurs distingués et les ont empêchés d'admettre la théorie « hétéro-homéotypique ». Signalons parmi eux Mlles K. FOOT et E. STROBELL 1905, dont les magnifiques reproductions photographiques 123, 126 et 127 nous fournissent de beaux exemples de tels chromosomes. Citons aussi Mlle K. BONNEVIE 1908, fig. Ic, et 1908, fig. Id. Ce sont ces figures qui font dire à l'auteur que *les cinèses*

prétendûment - hétérotypiques - sont à rapprocher des divisions ordinaires, où les chromosomes subissent un clivage longitudinal et équationnel. Comme nous le verrons plus loin, nous partageons cette manière de voir *pour cette partie* des chromosomes.

§ IV.

Après cela, la théorie du **clivage longitudinal** de chacun des chromosomes d'une dyade aux métaphases de l'hétérotypie ne s'impose-t-elle pas?

Cette théorie, comme elle se présente ici, n'a, à notre connaissance, jamais été défendue. L'interprétation de H. Dixon, 1899, fig. 17 et 18, se rapproche beaucoup de ce qu'elle devrait être. Cet auteur donne cependant une autre explication à la réduction et à la formation des dyades. Elle interprèterait facilement les cas que nous venons de signaler et bien d'autres encore, p. ex. les figures de Strassburger et Mottier, citées par Grégoire, 1905.

1° Faisons cependant remarquer ici qu'elle a contre elle tous les arguments théoriques que nous avons fait valoir contre la théorie « hétéro-homéotypique ».

2° Certaines mises au fuseau et certaines figures chromosomiales sont inconciliables avec une théorie semblable. Nous citerons surtout rapidement :

a) les chromosomes en *f* (Schreiner, fig. 57), dont les deux branches supérieures dirigées en sens opposés ne peuvent dériver d'un clivage longitudinal ;

b) les chromosomes en D, dont les branches du côté pansu du D sont souvent et dès l'abord (à l'équateur) *à une forte distance l'une de l'autre.* Pour ces branches la théorie de la division longitudinale est inadmissible. Ce sont bien là des *segments chromosomiaux entiers* que les filaments rétracteurs entraînent aux pôles de la figure.

§ V.

Une solution intermédiaire s'impose.

Il faut admettre qu'*aux anaphases d'une même dyade* les filaments rétracteurs de la première cinèse de maturation entraînent aux pôles *des segments de chromosomes entiers et* d'autre part *des filaments provenant de chromosomes clivés* longitudinalement à l'équateur. Cette théorie, qui se dégage déjà des observations que nous venons de présenter, s'impose de plus en plus à l'esprit, à mesure qu'on étudie les préparations et qu'on compare les figures des auteurs. Elle est, à notre avis, la seule qui

A. rende compte de tous les aspects que l'on observe à l'*anaphase de l'hétérotypie*;

B. se dégage d'une interprétation rigoureuse de la forme et des rapports des chromosomes *dans les dyades*, et

C. à l'*homéotypie*.

* * *

A. Certaines figures de l'« hétérotypie » exigent une telle interprétation. Nous trouvons, en effet, beaucoup de chromosomes qui présentent visiblement les deux cas réunis dans une même anaphase.

1° Certains anneaux, parmi ceux qui affectent la forme en D, nous montrent du côté de la jambe droite du D les filaments en ascension largement séparés et réunis à l'équateur de manière à indiquer bien nettement un clivage longitudinal, tandis que du côté pansu du D les chromosomes sont entiers, leurs extrémités tournées en sens contraire, SCHÉMA VI. Nous pensons que la plupart des figures E dérivent de ces D et sont dans ce cas.

SCHÉMA VI.

Certaines figures en *f* des auteurs sont surtout très démonstratives à ce point de vue, SCHÉMA VII, SCHREINER 06, I, fig. 57, et BONNEVIE 08, II, fig. I *d*.

SCHÉMA VII.

Les V à queue, de GRÉGOIRE, SCHÉMA VIII, nous paraissent aussi démonstratifs à ce point de vue (BONNEVIE 08, I, fig. 85). Ici en effet, du côté où les chromosomes restent libres et où par conséquent leur division longitudinale, si elle était autonome, devrait se manifester le plus clairement, le clivage ne se manifeste pas (GRÉGOIRE) ou très peu (BONNEVIE), tandis que du côté où ils sont encore réunis à l'équateur ils divergent beaucoup et sont en relations avec des segments de dyades nettement séparés, qui se présentent souvent sous forme de boutons géminés.

SCHÉMA VIII

Du côté de la *queue*, *des segments chromosomiaux entiers*, clivés déjà (comme tout chromosome à l'équateur d'une cinèse), sont entraînés aux pôles, tandis que du côté des *V* les jambages dérivent des *chromosomes clivés à l'équateur* et entraînés aux pôles comme dans le cas d'une cinèse somatique. La cinèse est donc dans ce cas, disons-le déjà ici, pour un même chromosome en partie équationnelle et en partie réductionnelle.

2° La plupart des figures en anneau sont dans le même cas. Les dyades donnant naissance à des anneaux sont le plus souvent prises par les filaments rétracteurs à l'endroit d'un ventre de dyade strepsitène, SCHÉMA IX. A cet endroit de l'insertion, nous avons un segment de chromosome entier. Aux anaphases avancées toutefois, on observe souvent la figure dont nous avons parlé § III, 2°, a. Il faut remarquer que ces figures sont parfois bien plus évidentes et se rapprochent du SCHÉMA X, notre FIG. **22**, SCHREINER I, 06, fig. 51, 52, 57, FOOT, fig. 123, 126. Dans ces cas, un même V en anaphase est formé à la pointe du V d'un segment chromosomial entier et à chacun de ces bouts libres de deux filaments produits par le clivage équatorial de deux segments chromosomiaux.

SCHÉMA IX.

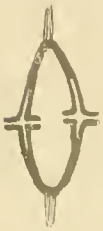


SCHÉMA X.

Voilà des faits bien établis avec leur interprétation obvie.

* * *

B. Il faut bien reconnaître que l'interprétation, quelque obvie qu'elle soit, n'a jamais été présentée par aucun auteur. Elle semble, en effet, si peu d'accord avec nos idées sur les prophases de l'hétérotypie qu'on est tenté de la repousser à priori.

Mais nous avons pu trouver dans nos préparations et dans les figures des auteurs certaines indications qui nous font penser que les dyades n'ont souvent pas été assez scrutées et qu'elles récèlent encore des secrets. Nous pensons même en avoir découvert quelques-uns. Serait-ce de la présomption de notre part? L'avenir en décidera.

Et d'abord un mot sur la structure des chromosomes somatiques. Ces chromosomes sont-ils bien certainement des unités indivisibles? Nous ne le savons pas avec certitude, mais certains faits nous en ont fait douter depuis longtemps. En 1901, nous avons signalé le cas de chromosomes sectionnés à la métacinèse en un certain nombre de tronçons, Pl. II, fig. 70. Depuis, ces mêmes faits ont été observés ailleurs, mais personne n'a pu en indiquer la cause ni la signification. De plus, dans beaucoup de cas, certains tronçons chromosomiaux résistent plus aux causes perturbatrices qui agissent pendant l'étape du repos entre deux cinèses (ibid.). Il n'est donc pas probable que la structure et les propriétés des chromosomes sont les mêmes sur

toute leur longueur. Ils possèdent des points de moindre résistance; ils sont probablement divisés en articles ou segments.

1° Pour les *dyades en anneau*, il est généralement admis que les chromosomes qui les constituent ont subi une *soudure* secondaire *à leurs deux extrémités*. Nous pensons qu'il faut *étendre* cette observation à la plupart des endroits où les deux chromosomes constituant une dyade entrent en contact. Ceci est tellement vrai qu'à l'endroit d'un schiasma strepsinématique il devient souvent très difficile de dire lequel des deux chromosomes passe au-dessus de l'autre. En tous cas, *à ces endroits les chromosomes se compénètrent plus ou moins.*

2° Parfois même il arrive que par aucun moyen, pas même au microscope binoculaire à immersion, qui rend ici de grands services, on ne parvient à élucider ce point. Les 4 bouts chromosomiaux qui se rencontrent convergent vers le même point. Or, à ces endroits on observe souvent un espace plus clair ressemblant beaucoup à ceux que nous avons signalés dans les chromosomes somatiques, FIG. **4**, **6** et **12**. Il devient alors très souvent difficile de dire quel a été l'arrangement primitif du chiasma, d'autant plus que souvent dans ce cas les divers segments chromosomiaux qui s'y rencontrent n'ont pas leur courbure dans un même plan. La disposition est généralement la suivante : les segments d'une boucle sont disposés dans un plan perpendiculaire à celui formé par la boucle suivante. Cette disposition peut provenir aussi bien d'un enroulement gauche que d'un enroulement droit. A la fin de l'évolution des dyades, il devient souvent très difficile de dire auquel des deux cas on a à faire.

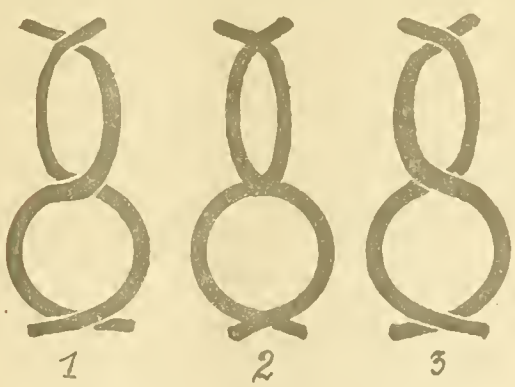


SCHÉMA XI (faire venir la fig. 1 sur 2 et 2 sur 3).

Le schéma stéréoscopique XI donne une idée de ce que le microscope binoculaire peut révéler dans ces dyades.

3° Ces deux constatations prouvent que les deux chromosomes en chiasma se sont au moins en partie pénétrés. Elles nous suffisent pour expliquer les soudures secondaires que nous avons souvent observées entre les filaments de ces chromosomes au moment où le clivage devient évident, c'est-à-dire aux prophases avancées de l'« hétérotypie ». Aux chias-

mas, là surtout où la fixation a été particulièrement bonne et la coloration pas trop intense [1], on voit souvent que l'un des deux filaments passe d'une anse à l'autre sans chiasma, tandis que les deux autres s'entrecroisent, SCHÉMA XII, FIG. **1**, **2**, **8**, **9**, **10**, **11**, **13**, **14** et **15**.

SCHÉMA XII.

Nous pensons que dans ces cas les filaments qui s'entrecroisent sont ceux qui sont les plus éloignés, c'est-à-dire qui courent dans les chromosomes aux endroits où ceux-ci ne se compénètrent pas. Les filaments qui passent sans chiasma au contraire sont ceux qui ont subi une soudure secondaire au point où les chromosomes se sont pénétrés et soudés. La suite des schémas stéréoscopiques XIII, XIV et XV, rend la compénétration graduelle de deux chromosomes au niveau d'un chiasma avec la soudure des filaments qui se touchent les premiers. Ces figures nous dispensent, croyons-nous, d'une longue et fastidieuse description.

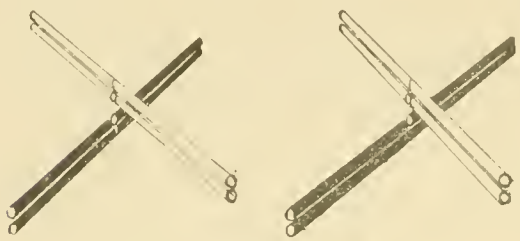


SCHÉMA XIII.

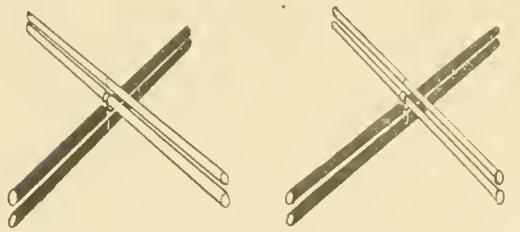


SCHÉMA XIV.

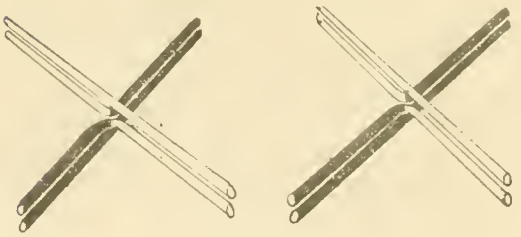


SCHÉMA XV.

Quelques auteurs ont vu des figures analogues aux nôtres et les ont reproduites sans les expliquer. Signalons surtout la fig. 119 de Mlles K. FOOT et E. STROBELL, et la fig. 11 de Mc CLUNG, reproduites sur notre PL. II.

4° Quand les chromosomes dyadiques ne s'entrecroisent pas, des faits analogues peuvent s'observer. Nous croyons, *sans avoir eu l'occasion de le vérifier* jusqu'à présent, que les croix à bras égaux ou inégaux et munies d'une croix claire au milieu doivent s'interpréter aussi de cette manière. D'après nous, ces croix doivent dériver de deux équerres se touchant par

[1] Bords des préparations fixées à la solution forte de CARNOY et colorées moyennement à HEYDENHAIN.

leurs pointes. Telle semble être l'idée de SINÉTY, fig. 106 *a*, notre PL. II. Mais c'est surtout la phot. 116 de Mlles K. FOOT et E. STROBELL (que nous avons reproduite tant bien que mal en lui enlevant naturellement quelque chose de son naturel) qui nous confirme dans cette manière de voir.

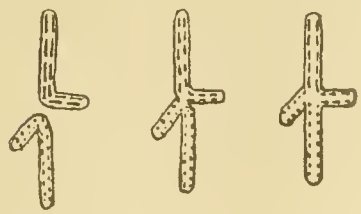


SCHÉMA XVI ayant trait à la fig. 116 de K. FOOT et E. STROBELL.

Le SCHÉMA XVI donne une idée de ce qui se passe, d'après nous, dans des cas semblables.

Telles seront probablement aussi ces croix à bras très inégaux qu'on trouve d'après Mr et Mme SCHREINER dans les spermatocytes du *Tomopteris*, PL. II, fig. 43, 44, etc., et qui donnent très probablement des chromosomes en *f* aux anaphases « hétérotypiques ».

En somme, le procédé est ici le même que dans le cas des chromosomes strepsitènes. Il y a pénétration de deux chromosomes et soudure secondaire des filaments à cet endroit.

5° Dans le cas décrit sous le 2°, nous pensons que ces soudures secondaires peuvent se produire pour les deux filaments de manière à détruire le chiasma. Il arrivera de cette façon qu'un chromosome entier se trouvera brisé en deux segments et que ces segments se souderont à ceux de son voisin de manière à produire *des combinaisons nouvelles de segments chromosomiaux*. Supposons par exemple qu'un chromosome composé des segments A et B se trouve associé dans une même dyade avec un autre chromosome composé des segments a et b; après les décollements avec soudures secondaires, la dyade sera formée des chromosomes A *b* et a *B*. Nous appuyons cette proposition sur des observations de décollements complets aux chiasmas. Ceux-ci ne s'observent le plus souvent que dans les dyades très allongées et pour l'un ou l'autre chiasma moyen. Parfois les boucles ainsi modifiées se trouvent sensiblement dans le même plan et alors la figure est à peu près celle des SCHÉMAS XVII et XVIII, suivant que la dyade est droite ou qu'elle a conservé la forme d'anse.

SCHÉMA XVII et XVIII.

Mais très souvent les deux boucles qui ont subi ces sections avec soudure secondaire se trouvent à angle droit l'une par rapport à l'autre et dans ce cas les figures sont parfois très compliquées, mais s'éclairent admirablement au binoculaire (schémas stéréoscopiques XIX et XX).

Le cas que nous décrivons en ce moment n'est pas très commun d'après nos observations; en effet, aux endroits de la rupture, il existe souvent de petites bribes qui sont d'une analyse délicate et qui pourraient très bien représenter les deux filaments restés en chiasma, ce qui nous ramènerait au cas du 4°.

Schéma XIX.

Schéma XX.

Ce n'est et ne sera jamais qu'à la faveur de fixations idéales sur des objets très favorables qu'on pourra parvenir à trancher cette difficulté.

* * *

C. Comme on le voit par ce court exposé, les rapports entre chromosomes dans les dyades sont loin d'être aussi simples qu'on l'avait cru jusqu'à présent. Quand les chromosomes se touchent aux chiasmas, ce qui est d'après nous la règle, nous ne pensons pas qu'ils restent indépendants. Leurs filaments subissent des contacts qui peuvent changer leurs rapports d'un segment au suivant. Il en résultera de nouvelles combinaisons segmentaires qui peuvent ne pas être les mêmes pour deux filaments d'un même chromosome (B 3° et 4°), ou qui peuvent se produire pour le segment chromosomial entier (B 5°).

Avant d'analyser les conséquences de ces observations sur les anaphases « hétérotypiques » et surtout sur la forme que les chromosomes « homéotypiques » affectent à la prophase de cette deuxième cinèse de maturation, nous désirons faire une *remarque*.

D'après notre nouvelle conception, la première cinèse de maturation, que nous continuerons provisoirement d'appeler « hétérotypie », est au point de vue du clivage longitudinal des chromosomes une cinèse ordinaire. Ce clivage est préparé pour tous les chromosomes lors de la mise au fuseau comme lors d'une cinèse ordinaire.

Au point de vue de cette mise au fuseau elle-même, nous croyons que l'« hetérotypie » diffère considérablement d'une cinèse somatique. Les fila-

ments actifs de l'amphiaster ne viennent pas généralement aboutir aux deux filaments constituants d'un chromosome comme dans la cinèse somatique, mais au chromosome entier.

Dans ce cas, l'insertion a généralement lieu au milieu de la boucle.

L'insertion peut cependant se faire comme lors d'une cinèse ordinaire et alors elle se produit le plus souvent à l'endroit d'un nœud.

Examinons maintenant quels sont les divers cas qui peuvent se présenter dans une dyade constituée par une boucle, un nœud et d'un côté de la boucle deux bouts chromosomiaux libres. Nous appellerons A le segment compris dans la boucle et B celui du bout correspondant d'un de ces chromosomes, a et b les parties correspondantes de l'autre chromosome, SCHÉMA XXI. Supposons d'abord, d'après ce que nous avons dit en B 3°, que le chiasma ne se maintienne que pour l'un des deux filaments des chromosomes. Nous aurons le SCHÉMA XXII.

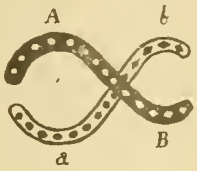


SCHÉMA XXI.

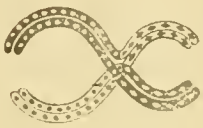


SCHÉMA XXII.

Aux anaphases, il se formera dans ces conditions des figures comme FIG. **17**, **18** **24**, **30**, **31**, etc. Elles s'interprètent par un schéma général analogue à celui de Mr et Mme SCHREINER 1905-1, mais dont la signification est, d'après nous, toute différente, SCHÉMA XXIII.

SCHÉMA XXIII.

Dans les spermatocytes II, nous aurons dans les noyaux des chromosomes dont un segment montre deux filaments nettement parallèles, tandis que les deux extrémités divergent, SCHÉMA XXIV et FIG. **41***a* et *b*, **40**, **47**, **48**, **50**, **51**, **52**. Dans la cellule supérieure du schéma, on trouve le segment A en *entier* et la moitié des segments B et b; dans la cellule inférieure, le segment a en entier et la moitié des segments b et B. La première cinèse est donc réductionnelle pour le segment A et a, équationnelle pour les segments B et b.

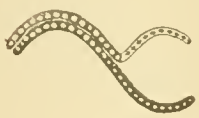


SCHÉMA XXIV.

Mais remarquons que la deuxième cinèse ou « homéotypie » sera de même en partie réductionnelle, B et b, et en partie équationnelle, A et a. Les 4 spermatides renfermeront du chromosome considéré 1° AB, 2° Ab, 3° ab, et 4° aB. Les quatre gamètes d'une tétrade seront donc différents.

Supposons à présent qu'à l'un des nœuds ou bien à plusieurs d'entre

eux (cas plus rare, mais qui se produit cependant) le chiasma ne se maintienne pour aucun des deux filaments, comme nous l'avons indiqué en B 5°. Dans ce cas, des segments chromosomiaux entiers contracteront d'autres soudures et l'un des chromosomes de la dyade en question sera formé de Ab et l'autre de aB, SCHÉMA XXV. Dans ce cas, la première cinèse sera réductionnelle et la deuxième équationnelle et les quatre spermatides d'une tétrade renfermeront 1° Ab, 2° Ab, 3° aB et 4° aB. Dans ce cas, la réduction n'est pas aussi puissante.

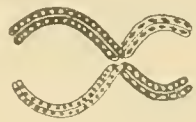


SCHÉMA XXV.

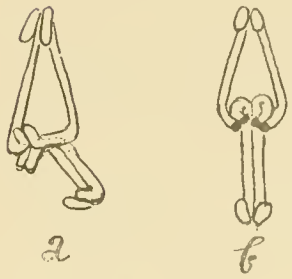


SCHÉMA XXVI, ayant trait à notre FIG. 20.

Dans ce deuxième cas, l'insertion au fuseau de la première cinèse de maturation se fait le plus souvent à l'endroit d'un nœud et de manière à diviser les chromosomes en long. On obtient alors des figures comme notre FIG. 20, dont l'interprétation est certainement très voisine de celle du SCHÉMA XXVI.

* * *

Beaucoup de formes chromosomiales des prophases homéotypiques de figure non expliquée par la théorie « hétéro-homéotypique » trouvent dans notre théorie une explication très naturelle et obvie.

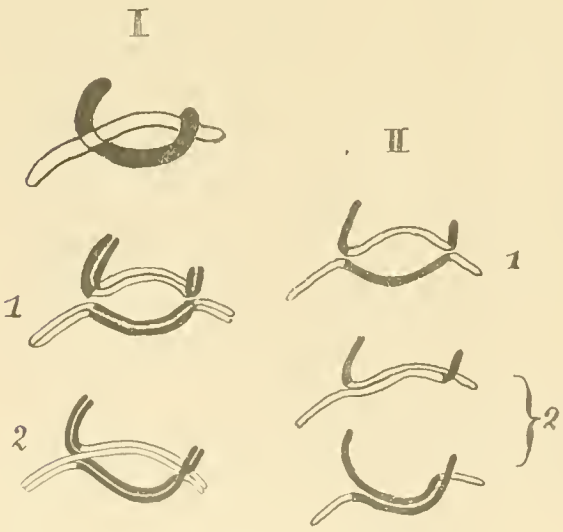


SCHÉMA XXVII.
I, prophases de l'« hétérotypie »; II, prophases de l'« homéotypie ».

Il en est ainsi par exemple pour la figure prophasique **39** (ainsi que **44**, **46**, **49**). Elle représente une dyade « homéotypique », qui provient sans doute d'une dyade « hétérotypique » comme celle de la FIG. **7**, où les chiasmas auraient été supprimés. C'est donc la réalisation du cas décrit en B 5°, d'après les SCHÉMAS XXV et XXVII, N° 1.

Mais il se fait tout juste que dans la FIG. **7**, en son milieu et à son extrémité, l'un

des chiasmas filamentaires est supprimé, mais l'autre pas. Cela semble indiquer que l'une quelconque des combinaisons (2° ou 1°) est possible et que la FIG. **7** en question pourrait aussi bien donner des chromosomes homéotypiques de forme et de signification tout autres, dont la partie centrale serait formée par un segment chromosomial entier et les extrémités par des filaments provenant de segments différents d'après les SCHÉMAS XXII, XXIV et XXVII, 2°. Ce dernier schéma est explicatif de la prophase « hétérotypique », FIG. **7** (comme beaucoup d'autres), et des prophases « homéotypiques », FIG. **40**, **50**, **51** et **52** (comme aussi **41** a et b).

§ VI.

Cette solution satisfait à toutes les observations et toutes les exigences théoriques.

Nous pensons que notre théorie permet d'expliquer dans leur sens obvie toutes les figures, même les plus compliquées, qu'on rencontre dans la spermatogénèse des batraciens. Elle ne néglige aucun des détails qui embarrassent toutes les autres hypothèses et s'en trouve au contraire corroborée. Nous proposons de la nommer :

Théorie de la chiasmatypie.

1° Cette théorie fournit entre autres une explication très nette aux figures anaphasiques de la première cinèse de maturation si embarrassantes pour l'« hétérotypie », FIG. **17**, **18**, **19**, **20**, **21**, **22**, etc.

2° Elle explique et rend compte *de ces entrecroisements absolument inexplicables sans elle*, qu'on trouve entre les filaments en ascension lors des anaphases hétérotypiques *du côté de l'un des pôles*, alors que les filaments remontant à l'autre pôle restent parfaitement parallèles, FIG. **17**, **18**, **19** (**31**) et surtout la magnifique et très claire FIG. **33**.

3° Elle rapproche l'« hétérotypie » d'une cinèse ordinaire quant au clivage longitudinal des chromosomes.

4° Elle explique les formes les plus « extraordinaires » des prophases et anaphases « homéotypiques ».

5° Elle donne une interprétation très simple au stade strepsinema, qui reste une énigme et une superfétation sans elle.

6° Elle indique la signification de la conjugaison des chromosomes, qui, probablement déjà dans le stade pachytène, mettent les bouts de leurs segments en relation en vue du strepsinema.

7° Elle nous explique la raison d'être des *deux* cinèses de maturation, dont l'une aussi bien que l'autre peuvent être réductionnelles.

8° Elle nous fait comprendre l'existence de la tétraspore.

9° Elle ouvre le champ à une plus large application cytologique de la théorie de MENDEL.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1901 *de Sinety* : Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes; La Cellule, t. XIX, fasc. 1.

1899 *V. Grégoire* : Les cinèses polliniques dans les Liliacées; La Cellule, t. XVI, 2e fasc.

1905 *V. Grégoire* : Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (premier mémoire); La Cellule, t. XXII, 2e fasc.

1901 *F. A. Janssens* : La Spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, t. XIX, fasc. 1.

1903 *F. A. Janssens* et *R. Dumez* : Cinèses de maturation du Batracoseps attenuatus et Pletodon cinereus; La Cellule, t. XX, fasc. 2.

1904 *F. A. Janssens* et *G. A. Elrington* : Divisions de maturation dans l'œuf de l'Aplysia punctata; La Cellule, t. XXI, fasc. 2.

1903 *C. E. Mc Clung* : The Spermatocyte divisions of the Locustidœ; The Kansas University Science Bulletin, vol. I, sept. 1902.

1903 *D. M. Mottier* : The Behavior of the Chromosomes in the spore mother cells of higher Plants etc.; Bot. Gaz., vol. XXXV.

1904 *Joseph Kowalski* : Reconstitution du noyau.... Salamandre; La Cellule, t. XXI, fasc. 2.

1900 *E. Strasburger* : Ueber Reductionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen etc.; Jena.

1907 *F. Vejdovsky* : Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung; Königl. Böhm. Ges. d. Wiss. in Prag.

1905 *Schreiner* : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen I; A. de Biol., t. XXII.

1905 » Ibidem II.

1905 *K. Foot* et *E. Strobell* : Prophases and metaphase of the first Maturation Spindle of Allolobophora fœtida; The Amer. Journ. of Anat., vol. IV.

1907 *K. Bonnevie* : « Heterotypical » mitosis in Nereis limbata; Biol. Bull., vol. XIII.

1908 *K. Bonnevie* : Chromosomenstudien II; Arch. f. Zellforschung, Bd. II.

1899 *H. Dixon* : On the first Mitosis of the Spore-Mother-Cells of Lilium; Royal Irish Academy, 11 Dec.

EXPLICATION DES FIGURES

*Les figures ont été dessinées à la chambre claire d'*Abbe, *à la hauteur de la table de travail le microscope étant muni de l'objectif à la fluorite de* Winkel *de distance focale* 1,4 *m. m. et de l'oculaire compensé* 5 *de* Winkel, *sauf les* fig. **17** *et* **18** *dessinées avec l'oculaire* 4, *les* fig. **9**, **10**, **11**, **14** *et* **22** *pour lesquelles on a employé l'oculaire* 6 *de* Winkel *et les* fig. **15** *et* **16** *qui ont été faites avec l'oculaire compensé* 18 *de* Zeiss.)

Triton cristatus.

FIG. **1**, **2**. Dyades peu après le stade de tension nucléaire (Janssens, 1901) Les dessins rendent ces objets avec une raideur peu naturelle. L'objet est plus clair à certains points de vue que les dessins.

Batracoseps attenuatus.

FIG. **3**. Partie d'une dyade strepsitène très allongée.

FIG. **4**. Étape un peu plus avancée. Au nœud du côté droit, le chiasma est nettement maintenu pour l'un des filaments et supprimé pour l'autre. Pour ce dernier, la soudure secondaire a eu lieu en bas, non encore en haut, § V, B 3°.

FIG. **5**. Partie d'une dyade à l'endroit d'un nœud. Chiasma supprimé pour l'un des filaments.

FIG. **6**. Dyade à une époque peu plus avancée.

FIG. **7**. Dyade un peu plus jeune que la précédente, v. p. 404.

FIG. **8**. Dyade immédiatement avant la mise au fuseau. A gauche chromosomes entiers, à droite chiasma à moitié supprimé.

FIG. **9**, **10**, **11**. Dyades du même âge, au milieu chiasma à moitié supprimé.

FIG. **12**. Nœud de dyades à filaments interrompus, qui donnera probablement lieu à une suppression complète du chiasma.

FIG. **13**. Très belle dyade, cas du § V, B 3°, à tous les nœuds, c'est-à-dire chiasma à moitié supprimé.

FIG. **14**. Dyade montrant le cas de la suppression partielle du chiasma aux trois nœuds. Ce sont probablement des dyades de ce genre qui donnent naissance à des anaphases comme celles des fig. **24**, **25** et **29**.

FIG. **15**. Extrémité de dyade à la mise au fuseau, v. p. 400.

FIG. **16**. Dyade coupée en partie par le rasoir et située à la limite extérieure d'un morceau fixé à la solution forte de CARNOY (chloroforme, alcool et acide acétique absolus en parties égales et sublimé à saturité). La fixation, un peu trop violente du côté droit, semble parfaite pour la partie de gauche qui est la plus interne. C'est à peu près à cette distance de la surface des coupes et un peu plus profondément que les objets dessinés ont été trouvés.

FIG. **17** à **38**. Anaphases de la 1re cinèse de maturation.

FIG. **17**, **18**. Deux dyades en anaphase montrant le cas discuté aux pages 397 et 403. On y voit aussi le maintien du chiasma d'un côté seulement des filaments déjà en ascension, v. schéma XXIII.

FIG. **19**, **20**. A l'équateur, les filaments sont encore entrelacés. Il n'a pas été possible de lire dans cette partie à cause de la trop forte coloration.

FIG. **21**. Les deux filaments de gauche de chacune des parties en anaphase se terminent dans des sphérules indiquées seulement par leurs contours.

FIG. **22**. Voir surtout p. 398.

FIG. **23**. En bas, *V* à queue. A l'équateur, les extrémités des filaments ne sont pas associés suivant l'ordre requis par l'« hétérotypie », mais s'engrènent, schéma IV b.

FIG. **24**. La partie équatoriale de la dyade est très complexe. L'interprétation reproduite par la figure est absolument objective et certaine. Nous avons réuni par un pointillé les filaments qui, d'après nous, ont été parallèles dans une boucle déjà résolue par l'ascension. Les bouts des filaments à l'équateur sont réunis par paires, l'une verticale à gauche, l'autre horizontale à droite. Une telle anaphase dérive, d'après nous, d'une dyade comme FIG. **14**.

FIG. **25**. A gauche de ces filaments accolés, deux autres éloignés, mais au même niveau ; à droite, enlacement compliqué, mais certain, indiquant clivage longitudinal.

FIG. **26**. Les filaments en ascension aboutissent à deux boutons nettement distincts.

FIG. **27**. Pour la branche courte des *V* doubles en anaphase chiasma conservé au pôle supérieur, supprimé au pôle inférieur ; disposition inverse pour les branches longues.

FIG. **28**. Comme FIG. **26**.

FIG **29**. Comme FIG **25** pour les branches encore réunies à l'équateur.

FIG. **30**. Anaphase analogue à celle des FIG. **17** et **18**, mais plus avancée.

FIG. **31**. Dyade très nette dans la préparation, mais de reproduction difficile, parce que les paires de filaments encore enlacés à l'équateur se trouvent à des niveaux très différents. Il ne peut s'agir pour ces segments que d'un clivage longitudinal. Pour les branches courtes des chromosomes, chiasma conservé au pôle inférieur, supprimé au pôle supérieur.

FIG. **32**. La partie inférieure de cette dyade (branches courtes des *V* doubles en anaphase) était enlevée par le rasoir. Pour les branches longues, deux des filaments remontant à des pôles opposés sont encore réunis et parallèles dans un même segment chromosomial à l'équateur.

FIG **33**. Dyade d'une très grande netteté. Au pôle supérieur, les deux filaments remontants sont sensiblement parallèles; au pôle inférieur, on trouve deux chiasmas.

FIG. **34**. Les filaments ombrés se trouvent à un niveau sensiblement plus élevé que ceux marqués seulement par leur contour.

FIG. **35** Les filaments de la partie longue de *V* doubles s'engrènent, voir schéma IV b.

FIG. **36**. Anaphase plus avancée d'une disposition analogue et se rapprochant des figures suivantes.

FIG. **37**, **38**. *V* à trois branches polaires et une branche équatoriale, v p. 393.

FIG. **38**. Remarquer le parallélisme des deux branches qui se touchent à l'équateur.

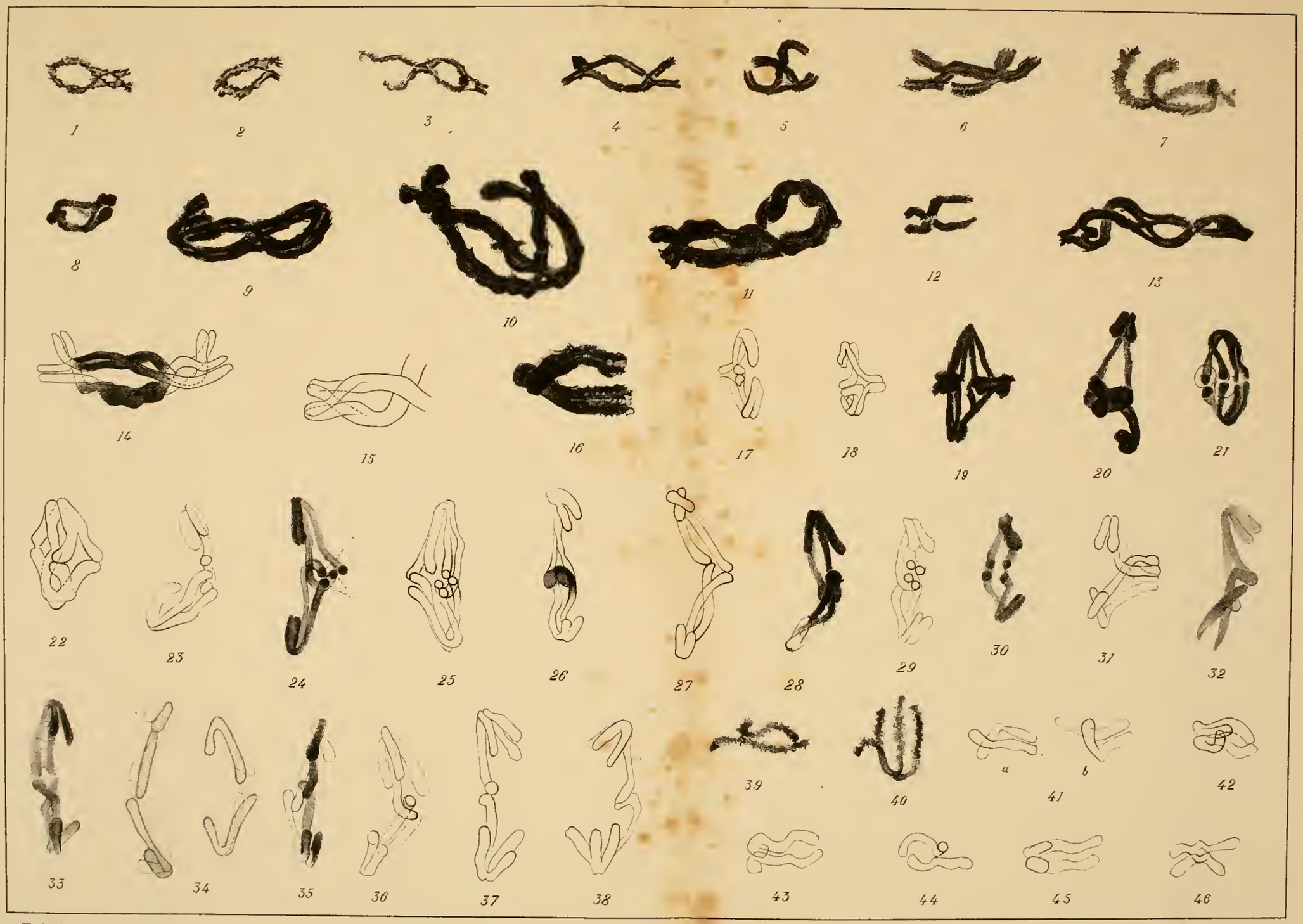
FIG. **39** à **52**. Prophases de la deuxième cinèse de maturation.

FIG. **39**, **40**. Prophases peu avancées.

FIG. **41** à **52**. Dyades à la mise au fuseau, v. p. 402 et suivantes.

Les figures tirées des auteurs portent les noms de ces derniers et le millésime de la publication de leurs travaux avec les chiffres que leurs figures portent dans l'original.

Planche I



F. A. Janssens, ad nat. del

Imp. L. Mousset, Brux.

J. Singelée, lith.

Planche II

47

48

49

50

51

52

Fig. 70

Janssens, 1901

Fig. 17

Fig 18

Henry H. Dixon. 1900.

Fig 106ᵃ

de Stasty, 1901

Fig 11

Mac Clung, 1902

Fig 9

Fig 11.

Janssens & Dumez, 1903.

a b

Fig. 6

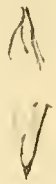


Fig. 8ᵇ

Janssens & Elrington, 1904.

Fig 116

Fig 119

Fig.127

Fig.123

Fig.126

Foot & Strobell 1905

Fig.43

Fig.44

Fig 48

Fig.4[illegible]

Fig.52.

Fig 56

Fig. 57

Schreiner. 1906 I.

Fig.22ᵃ

Schreiner, 1906 II.

Fig.1ᵉ

1907.

Fig.85 1908 I.

K. Bonnevie

Fig.1ᵈ

1908 II.

Delᵗ F A. Janssens & Auctorum,

J. Singelée, lith.

Contribution à l'histoire du développement des crucifères

PAR

René VANDENDRIES

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

PROFESSEUR A L'ATHÉNÉE ROYAL D'ANVERS.

(Mémoire déposé le 15 septembre 1909.)

Contribution à l'histoire du développement des crucifères.

INTRODUCTION.

En commençant nos recherches, nous n'avions d'autre but que d'écrire une courte monographie d'une crucifère, *Draba verna*, et d'y exposer, en particulier, le mode de fécondation. Nous estimions alors que la similitude morphologique des espèces d'une famille aussi nettement caractérisée que celle des crucifères entrainait une même anatomie et une genèse commune des organes reproducteurs. Quelques coupes faites dans des espèces voisines de *Draba* montrèrent immédiatement de remarquables divergences; elles nous ont encouragé à étendre nos recherches sur plusieurs crucifères et à publier les résultats d'une étude comparative sur le développement de celles-ci.

En nous basant exclusivement sur l'ontogenèse du sac embryonnaire, nous avons pu établir une échelle naturelle de types, dont le premier échelon, la *Cardamine pratensis*, porte, dans toute leur pureté, les caractères primitifs du macrosporange, tandis que le dernier, *Draba verna*, présente la réduction extrême du caractère sporifère de cet organe.

Pour cette première partie de notre travail, nous avons donc étendu nos recherches à une dizaine d'espèces.

Le premier chapitre donne l'histoire comparée de l'édification de la cellule définitive destinée à devenir le sac embryonnaire. Les chapitres suivants porteront sur la différenciation du sac embryonnaire, l'histoire succincte du grain de pollen, la fécondation et le développement de l'embryon et de la graine.

Chez toutes les crucifères étudiées par nous et par d'autres auteurs, le développement, à partir du sac embryonnaire, présente une telle similitude qu'elle nous a permis de restreindre nos descriptions à deux ou trois espèces. Il nous suffira, dans ces chapitres, de mentionner les légères dissemblances observées, tout en maintenant à la description un caractère général s'appliquant à toute la famille.

NOS MÉTHODES.

Tous nos objets ont été fixés pendant un jour à la liqueur de Bouin, puis lavés, jusqu'à blanchir, à l'alcool au tiers, et conservés dans l'alcool à 80°.

Nos coupes ont été faites de 8 à 12 μ suivant l'âge et le développement des organes.

Pour nos colorations, nous avons accordé la préférence à la méthode de Heidenhain. Cette méthode donne d'excellents résultats, à la condition que la différenciation soit poussée assez loin. Elle est spécialement recommandable pour l'étude des cellules primordiales et archéspores, dont le cytoplasme prend une coloration grise caractéristique.

La méthode lente de coloration ne convient guère quand il s'agit d'étudier les phénomènes de la fécondation. En effet, les produits du tube pollinique prennent une teinte si intense qu'ils masquent complètement les éléments du sac embryonnaire.

A ce même stade, le contenu du sac lui-même refuse la décoloration à l'alun.

Aussi nous avons appliqué une méthode rapide :

Mordançage à l'alun : 15 à 30 minutes;

Coloration à l'hématoxyline : 1 h. à 3 h.

La dégradation doit être faite avec prudence et sous une surveillance au microscope constante. Elle nous a donné d'heureux résultats.

Le rouge-congo donne d'excellents contrastes qui nous ont été très utiles, notamment pour rechercher l'origine des cytoplasmes qui envahissent le sac embryonnaire de *Sisymbrium taraxacifolium* et de *Cardamine pratensis*.

Tous nos dessins ont été effectués à l'appareil à dessiner de Abbe; nous nous sommes efforcé, dans certains dessins, de rendre fidèlement l'aspect des éléments cellulaires, sachant que l'exactitude est la qualité mai-

tresse d'un dessin, même dans un travail qui n'envisage pas le côté purement cytologique des éléments décrits.

Chapitre I.

Origine de la cellule définitive du sac embryonnaire.

Cardamine pratensis. On y compte 6 cellules initiales sous-épidermiques qui occupent l'extrémité du bourgeon ovulaire. Ces cellules sont reconnaissables à leurs dimensions plus considérables que celles de leurs voisines, à leur protoplasme dense, très coloré par l'hématoxyline et le rouge-congo; leur noyau a un nucléole très gros, l'élément chromosomique n'étant représenté que par un faible réseau périphérique, peu apparent, même dans un caryoplasme clair.

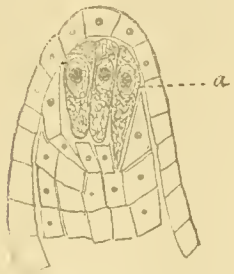


Fig. 1.
Cardamine pratensis.
Cellules initiales.
1/15 Koristka × 4.

Les cellules plus profondes du bourgeon forment encore partie d'un méristème destiné à donner un funicule et la base du nucelle. Les téguments ne sont pas même ébauchés, et les cellules épidermiques qui leur donneront naissance non encore indiquées.

Les cellules initiales remplissent bientôt toutes seules le jeune organe allongé, fig. 1 [1]. Elles prennent alors la forme de petites massues tournées parallèlement à l'axe, de façon à présenter leur pointe vers la base de l'organe. Le noyau est

[1] ABRÉVIATIONS : *a* = cellule d'archéspore; *an* = antipode; *ar* = débris des tétrades; *c d* = cellule définitive du sac embryonnaire; *c. g. e* = cellule génératrice du tégument externe; *c. g. i* = cellule génératrice du tégument interne; *c..i* = cellule initiale de la tétrade définitive; *cm* = cellule-mère des grains de pollen; *co* = cotylédon; d_1, d_2 = divisions des noyaux du sac embryonnaire; *e* = embryon; *e. c* = endosperme chalazien; *en* = endosperme; *ep* = épiderme; *ep. n* = épiderme du nucelle; *ep. ov* = épiderme de l'ovaire; *ep. r* = épiderme du replum; *fu* = funicule; *g* = gamète; *g. o* = gamète fécondant l'oosphère; *g. p* = gamète s'unissant aux noyaux polaires; *g. pl* = grain de pollen; *h* = hypophyse; *m* = micropyle; *n* = nucelle; *n. c* = noyau de l'endosperme; *no* = noyau; *n. p* = noyau polaire; *n. pa* = noyau de la papille; *n. v* = noyau végétatif; *o* = oosphère; *ovl* = ovule; *pa* = papille; *r* = replum; *ra* = radicule; *r. p* = reste du tube pollinique; *r. t* = reste de la tétrade; *s* = synergide; *sp* = suspenseur de l'embryon; *t* = tétrade; *ta* = épithélium; *tan* = le groupe antipodial; *t. ch* = tissu chalazien; *t. c* = tissu conducteur; *t. e* = tégument externe; *t. i* = tégument interne; *t. m* = le groupe micropylaire; *t. p* = tube pollinique.

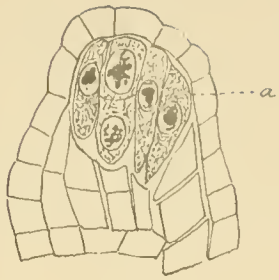


Fig. 2.
Cardamine pratensis.
Cellules initiales en prophase.
1/15 Koristka × 4.

très volumineux. La fig. 1 en indique trois, les autres se retrouvent dans la coupe suivante, l'objet étant coupé à 8 μ.

Elles entrent hâtivement en division. La fig. 2 montre l'ovule coupé obliquement, mais elle a l'avantage de contenir cinq cellules prêtes à entrer en cinèse. Nous insistons sur le fait qu'il est impossible de désigner, à ce stade, la cellule prédestinée à donner l'unique sac embryonnaire effectif. Comme elles entrent simultanément en division, un observateur non prévenu croit voir un jeune sporange en activité cinétique. Il résulte de ces divisions une douzaine de cellules placées parallèlement à l'axe de l'organe et *qui remplissent complètement à elles seules la cavité du nucelle*, fig. 3 et 4; ce sont les sporocytes.

La fig. 3 représente une coupe légèrement latérale, parallèle à l'axe. Le nucelle est occupé tout entier par de longues cellules en massue, dont les extrémités pointues convergent vers la base étranglée du nucelle. Les cellules médianes, plus développées, ont un beau noyau avec gros nucléole. Les cellules périphériques, fusiformes, sont plus petites et moins développées.

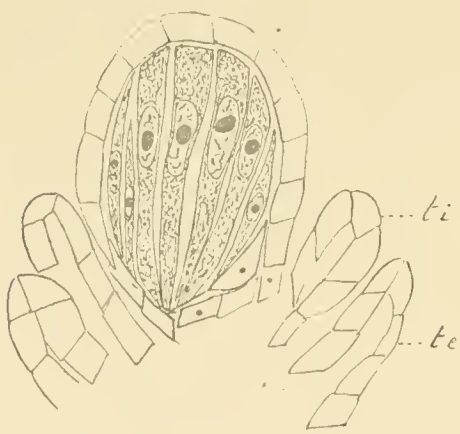


Fig. 3.
Cardamine pratensis.
Nucelle et archéspores.
1/15 Koristka × 4.

Toutes s'allongent encore, sans parvenir à remplir complètement la cavité croissante du nucelle, qui *n'est donc lui-même, tout entier, qu'un sporange.*

Dans la fig. 4, les sporocytes centraux s'étalent en éventail, sous la forme de longs rubans légèrement ondulés. Les noyaux sont irrégulièrement distribués, soit à l'extrémité, soit au centre des cellules. Le protoplasme, légèrement vacuolisé, est uniformément réparti sur toute l'étendue de la cellule. Dans un nucelle, nous comptons une douzaine de sporocytes, parmi lesquels l'observation la plus minutieuse ne parvient pas à retrouver la cellule privilégiée.

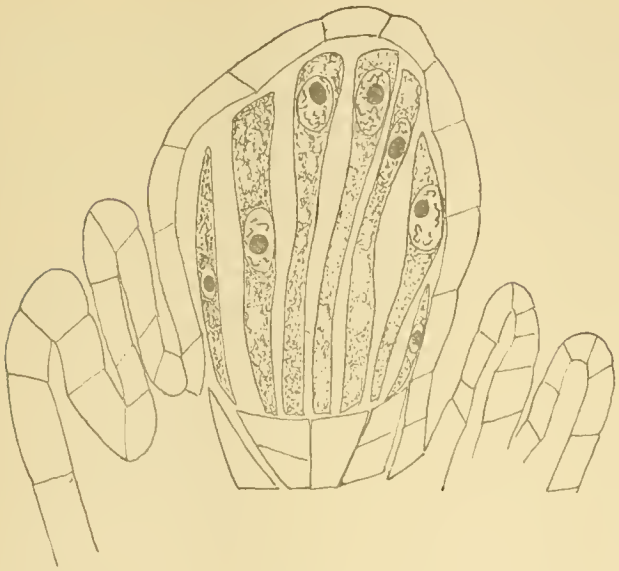


Fig. 4.
Cardamine pratensis.
Nucelle et sporocytes.
1/15 Koristka × 4.

A ce stade, les téguments de l'ovule sont déjà ébauchés et s'avancent vers le sommet du nucelle.

Les cinèses de maturation se poursuivent normalement dans les divers sporocytes pour la formation des tétrades.

Elles sont indiquées dans les fig. 5 et 6, et s'affirment même dans les cellules périphériques plus petites que leurs congénères axiales.

Mais le travail cinétique, considéré dans son ensemble, perd le caractère de simultanéité que l'on observe d'ordinaire dans l'évolution des cellules-mères sporangiales ou des cellules-mères de pollen.

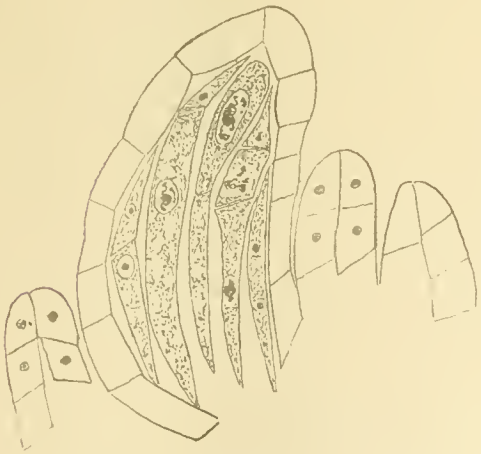


Fig. 5.
Cardamine pratensis.
Division des sporocytes.
1/15 Koristka × 4.

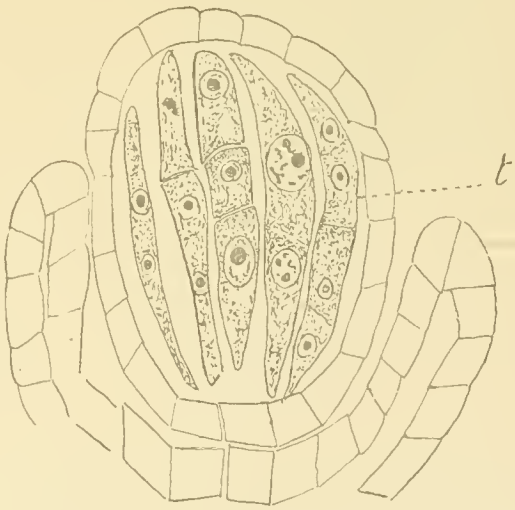


Fig. 6.
Cardamine pratensis.
Formation des tétrades.
1/15 Koristka × 4.

En effet, nous remarquons, dans toutes nos préparations de ce stade, des aspects d'hétérotypie voisinant avec des phases homéotypiques. D'autre part, dans un même sporocyte, l'une des cellules-sœurs peut avoir achevé sa seconde division, tandis que l'autre l'ébauche seulement.

Enfin, nous avons retrouvé, principalement dans les cellules-naines périphériques, que le travail cinétique s'arrête parfois à la 1re division.

Pour chaque sporocyte, les deux divisions se font dans un seul plan parallèle à l'axe de l'organe; elles donnent naissance, au moins dans la région axiale, à de *grosses tétrades* qui remplissent la cavité du nucelle. C'est le stade qu'indique la FIG. 7.

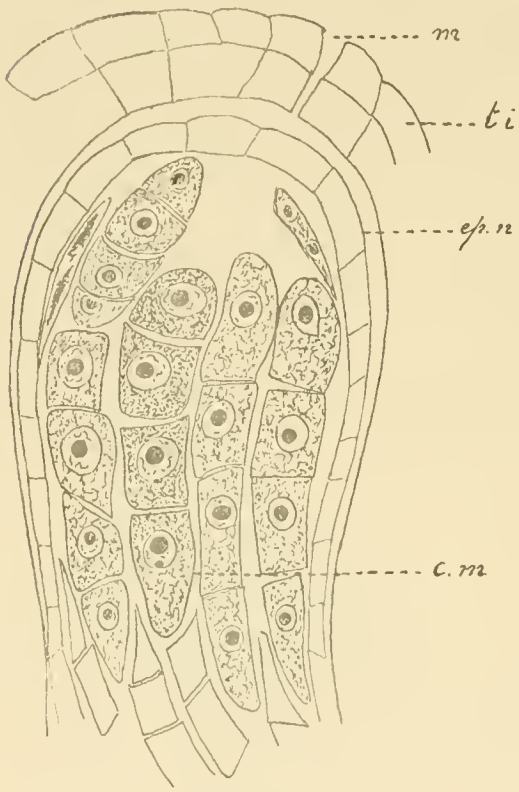


FIG. 7.
Cardamine pratensis.
Tétrades multiples.
1/15 KORISTKA × 4.

Vu la grosseur et l'étendue de l'organe, il est rare de rencontrer dans une seule coupe plusieurs tétrades complètes, et le travail de reconstitution exige parfois de minutieuses recherches.

La FIG. 7 nous montre encore que les téguments se sont rencontrés au sommet du nucelle, laissant à cet endroit un micropyle étroit.

Jusqu'ici l'activité cinétique s'est manifestée dans toutes les cellules-mères avec une égale intensité et a eu, pour chacune d'elles, comme résultat la formation d'une tétrade, dont les quatre éléments sont, à peu près, d'égale grosseur.

Nous nous sommes efforcé ici de retrouver la tétrade privilégiée.

Une *dégradation prolongée* à l'alun nous a donné de bons résultats. Dans quelques préparations, la tétrade principale reste plus intensément colorée; elle occupe l'axe du nucelle et la cellule basilaire destinée à devenir le sac embryonnaire contient parfois, au repos, un petit nucléole supplémentaire, FIG. 7.

Nous serons, d'ailleurs, fixé sur ce point par l'évolution ultérieure des éléments nucellaires.

Sisymbrium taraxacifolium. Au premier stade de son développement, le jeune mamelon ovulaire porte 6 cellules sous-épidermiques apicales nettement différenciées des éléments sous-jacents.

Elles constituent des *cellules initiales primitives* analogues à celles de *Cardamine pratensis*, et présentent, comme forme et comme structure interne, les caractères de ces dernières. Elles s'allongent, puis se divisent, FIG. 8, pour donner un groupe de cellules-mères définitives qui occupent bientôt tout le nucelle, FIG. 9. Quoique de dimensions moindres que celles de *Cardamine pratensis*, elles en partagent cependant tous les caractères. Il suffit au lecteur de comparer les FIG. 3, page 418, 4, page 419, 9, page 421, pour se convaincre de l'identité complète de ces éléments nucellaires.

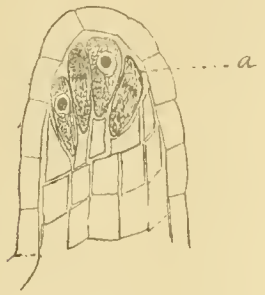


FIG. 8.
Sisymbrium taraxacifolium.
Cellules initiales.
1/15 KORISTKA × 4.

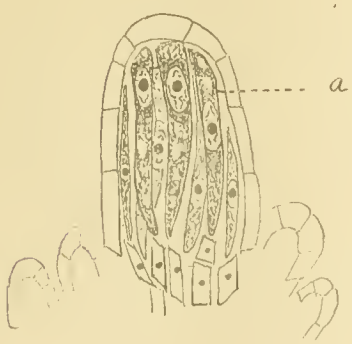


FIG. 9.
Sisymbrium taraxacifolium.
Sporocytes.
1/15 KORISTKA × 4.

Le nucelle de *Sisymbrium taraxacifolium*, comme celui de *Cardamine pratensis*, est un *archésporium* : toutes les cellules intérieures sont des cellules-mères de tétrades longitudinales.

Dès que le bourgeon ovulaire méristématique différentie ses tissus, les six cellules initiales primitives *représentent, à elles seules, tout le contenu du nucelle.* Sans aucune résorption de cellules préexistantes, nous passons graduellement de la forme représentée par les FIG. 1, page 417, et 8, page 421, au stade des FIG. 4, page 419, et 9, page 421.

Enfin tous les éléments du nucelle de *Sisymbrium taraxacifolium* ont la même signification; nous devons ajouter, cependant, que dans certaines coupes, la cellule axiale l'emporte en développement, et qu'il est, dès lors, possible de désigner la cellule-mère privilégiée.

Quoi qu'il en soit, les tétrades remplissent tout le nucelle, mais bientôt

la *tétrade axiale prédomine déjà* et se distingue par une coloration plus intense. De plus, la cellule inférieure, plus volumineuse, représente la *cellule définitive du sac embryonnaire*. Son noyau est plus gros, le nucléole est plus apparent et la coloration de son cytoplasme mieux accusée.

Nos recherches comparatives ont porté, d'autre part, sur les espèces suivantes :

Sisymbrium officinale, *Sisymbrium thalianum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Thlaspi arvense*, *Barbarea vulgaris* et *Draba verna*.

Nous y avons trouvé une *réduction* progressive de l'appareil macrosporogène.

Dans *Sisymbrium officinale*, l'extrémité du bourgeon ovulaire, avant l'apparition des téguments, est encore occupée par un groupe de cinq ou six cellules initiales à nucléole plus développé, et allongées dans la direction axiale de l'organe, FIG. 10. Mais la cellule privilégiée du sommet l'emporte en dimension sur ses congénères. Elle seule est appelée à s'accroître considérablement pour donner la tétrade. Elle remplit bientôt en majeure partie la cavité du nucelle, entourée des cellules-sœurs qui s'allongent tout autour d'elle, FIG. 11. La densité du protoplasme et la grosseur du nucléole caractérisent cependant toutes ces cellules comme reproductrices.

FIG. 10.
Sisymbrium officinale.
Cellules initiales.
1/15 KORISTKA × 4.

FIG. 11.
Sisymbrium officinale.
Sporocyte privilégié.
1/15 KORISTKA × 4.

Nous n'avons pu observer la division de la cellule privilégiée. La FIG. 11 nous représente cette première division achevée. Quelques petites cellules étrangères occupent la base du nucelle et s'y insinuent latéralement. Le développement ultérieur de la tétrade amène la résorption des archéspores avortées. Déjà s'affirme ici la *différenciation très précoce* de la cellule initiale privilégiée.

La réduction s'accentue dans les types suivants : *Sisymbrium thalianum*, FIG. 12, et *Capsella bursa pastoris* présentent un ilot de petites cellules polyédriques au sommet du tout jeune nucelle. Ces cellules, hormis celle du sommet, perdent très rapidement leur caractère spécial, la prédilection pour les matières colo-

FIG. 12.
Sisymbrium thalianum.
Cellules primordiales.
1/15 KORISTKA × 4.

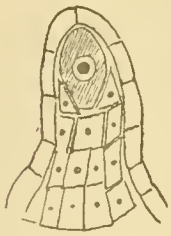


FIG. 13.
Sisymbrium officinale.
Sporocyte.
1/15 KORISTKA × 4.

rantes disparaît, le nucléole se réduit, tandis que la cellule privilégiée envahit l'extrémité du bourgeon, FIG. **13**, et donne naissance à une tétrade longitudinale, par deux divisions qui se succèdent rapidement. La pluralité des cellules initiales de *Capsella* a été mentionnée par GUIGNARD.

Barbarea vulgaris, Thlaspi arvense et *Draba verna* n'ont qu'une cellule initiale sous-épidermique apicale qui se développe isolément en tétrade. Nous décrirons en détail le type réduit d'après nos préparations de *Draba verna*, estimant que cette description peut s'appliquer aux deux autres espèces.

La cellule initiale s'allonge considérablement et occupe la majeure partie de l'extrémité du bourgeon. A peine deux ou trois cellules étroites, allongées, s'insinuent entre elle et l'épiderme, FIG. **14**. Les éléments générateurs des téguments sont représentés par quatre rangées de cellules épidermiques à gros nucléole et de coloration plus foncée (cg_1 et cg_2).

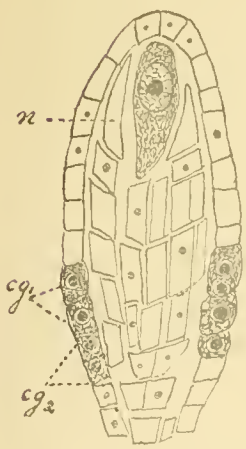


FIG. 14.
Draba verna.
Nucelle et archéspore.
1/15 KORISTKA × 4.

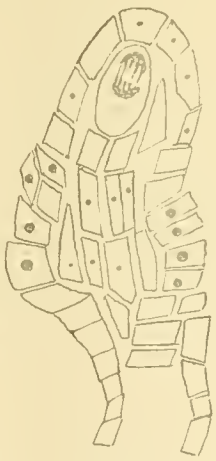


FIG. 15.
Draba verna.
Archéspore en cinèse.
1/15 KORISTKA × 4.

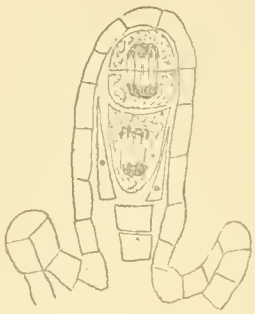


FIG. 16.
Draba verna.
Cellules-sœurs en cinèse.
1/15 KORISTKA × 4.

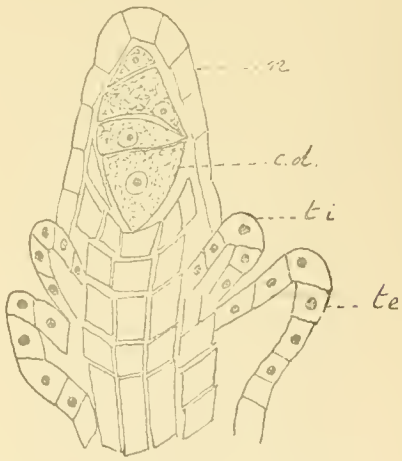


FIG. 17.
Draba verna.
Tétrade.
1/15 KORISTKA × 4.

Bientôt commence le travail cinétique de cette cellule initiale, FIG. **15**. Elle donne deux cellules-filles qui se divisent dans le même plan, FIG. **16**, et engendrent une tétrade, FIG. **17**.

La plus interne des tétraspores représente la *cellule définitive du sac embryonnaire.*

Nous insistons encore sur la réduction très grande du nucelle, qui n'est représenté à ce stade que par quelques petites cellules logées entre l'épiderme et la tétrade. Le nucelle est encore découvert, les téguments ovulaires se dessinent nettement à la base de l'organe sous la forme de deux hernies épidermiques, qui s'avancent vers le sommet de l'organe et dont les éléments cellulaires contiennent des noyaux très distincts, à gros nucléole.

Les cas de pluralité des cellules primordiales sont assez nombreux chez les angiospermes. Nous citerons les observations de STRASBURGER sur *Rosa livida*, *Fragaria vesca* (1), de FISCHER (2) et de PÉCHOUTRE (3) sur diverses autres *Rosacées*, de GUIGNARD (4) sur *Capsella*, de WEBB (5) sur *Astilbe japonica*. MISS BENSON (6) dans les *Amentacées*, KARSTEN (7) dans les *Juglandacées*, CHAMBERLAIN (8) dans *Salix* et *Populus*, CONRAD (9) dans *Quercus*, SCHMID (10) chez les *Scrophulariacées*, signalent également la pluralité des cellules archésporiales. Les *Renonculacées*, étudiées par MOTTIER (11) et GUIGNARD (4), présentent, elles-aussi, plusieurs archéspores, et COULTER (12), constatant dans certaines renoncules la formation de plusieurs sacs embryonnaires, conclut à une stérilisation incomplète d'un nucelle, dont toutes les cellules auraient été primitivement fertiles.

Dans toute cette nomenclature, il n'existe pas un seul objet qui présente, comme *Cardamine pratensis* et *Sisymbrium taraxacifolium*, un *nucelle qui soit uniquement un archésporium.*

Même l'ovule des *Casuarinées*, étudié par TREUB (13) et par FRYE (14), où le dernier auteur observe jusque 12 sacs embryonnaires, présente des cellules basilaires qui ne portent à aucun moment le caractère d'éléments virtuellement fertiles.

Nous pouvons donc, comme conclusions de nos observations, énoncer les propositions suivantes :

1° *Il existe chez les Crucifères des espèces* (*Cardamine pratensis* et *Sisymbrium taraxacifolium*), *où le nucelle présente dans tous ses éléments les caractères d'un archésporium recouvert d'un épiderme.*

2° D'autres espèces (*Sisymbrium officinale*, *S. thalianum*, *Capsella bursa-pastoris*) *montrent une stérilisation progressive des cellules nucellaires. Cette stérilisation s'accompagne d'une réduction numérique graduelle des éléments non fertiles.*

3° *Cette stérilisation s'affirme à l'extrême chez Barbarea vulgaris, Thlaspi arvense et Draba verna, où l'archéspore est unique dès l'origine.*

Chapitre II.

Différenciation du sac embryonnaire.

Cardamine pratensis. Nous avons établi l'existence, dans cette espèce, d'une série de tétrades, parmi lesquelles il était souvent impossible de distinguer la tétrade privilégiée. Les cellules les plus profondes s'y développent en refoulant progressivement les autres vers le sommet de l'organe, de sorte qu'il n'est pas rare d'y trouver, blotties contre la paroi de l'épiderme, un groupe de cellules écrasées, très chromatophiles, en voie de résorption et analogues à celles que nous avons indiquées, FIG. 27, pour la tétrade unique de *Draba verna.*

Nous n'avons pu déterminer si la dernière cellule seule persiste, ou si deux ou même trois cellules d'une tétrade peuvent poursuivre un développement ultérieur. En effet, à ce stade de *désorganisation des tétrades,* la cavité nucellaire est remplie de grosses cellules à noyaux et nucléoles extrêmement développés, où il devient impossible de déterminer même l'élément prévalent. La cellule définitive du sac embryonnaire ne se retrouve plus parmi ces débris, et malgré une dégradation à l'alun poussée à l'extrême, suivie d'une coloration au rouge-congo, nous n'avons pu la distinguer. Entretemps la cavité du sac embryonnaire, ou plutôt l'espace limité par l'épiderme du nucelle, s'étend considérablement, accuse bientôt une courbure prononcée, qui annonce la

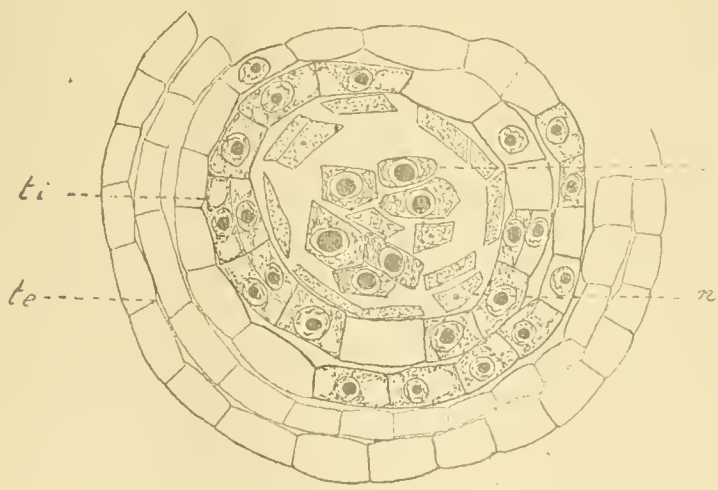


FIG. 18.
Cardamine pratensis.
Coupe transversale du nucelle avec débris des tétrades.
1/15 KORISTKA × 4.

torsion de l'organe campylotrope. La FIG. 18 indique une coupe transversale du nucelle à ce stade du développement. Nous comptons, dans ce nucelle, 16 grosses cellules analogues à celles représentées dans le dessin. C'est en vain que nous tâcherions de découvrir une différence, soit de taille, soit de coloration, entre ces divers éléments. La cellule privilégiée nous échappera jusqu'à son entrée en cinèse. Loin donc de se résorber pour laisser libre place au sac embryonnaire naissant, ces cellules lui disputent la cavité disponible, se développent encore sans parvenir, cependant, à combler l'espace intra-nucellaire, qui, dans la *Cardamine pratensis*, est énorme en comparaison des chambres nucellaires exiguës des autres espèces étudiées.

La FIG. 1 de la planche indique que les cellules persistantes des anciennes tétrades, cellules qui représentent des sacs embryonnaires au 1er stade de développement, sont groupées surtout dans la région antipodiale. Quelques résidus en résorption persistent sur les côtés. Enfin, une longue cellule occupe le centre : on y observe quatre figures. Les deux figures d_1 donneront les quatre cellules micropylaires, celles indiquées en d_2 donneront les quatre cellules chalaziales. Nous avons intentionnellement exagéré la grandeur de ces figures de division, pour les faire ressortir quelque peu dans le dessin. En réalité elles sont notablement plus petites, et échappent à un observateur non prévenu. Une simple comparaison nous fait juger de la grandeur réelle de la cellule initiale qui donna naissance à ces deux groupes cinétiques. Elle ne doit pas dépasser la taille moyenne des éléments qui les entourent. Telle est la cause pour laquelle la cellule définitive a échappé à nos investigations. Si nous insistons encore sur ce point, c'est que les moindres détails nous semblent avoir leur importance quand il s'agit d'établir la parenté étroite qui relie, à notre avis, les cellules résiduelles du nucelle à celle qui conserva, toute seule, le privilège de poursuivre son évolution.

Nous reviendrons plus tard sur l'organisation particulière qui se manifeste ici dans la couche du tégument interne contiguë au nucelle.

En même temps que l'ovule se développe, l'orientation des éléments du sac embryonnaire s'achève, tandis que la cavité même de ce dernier empiète sur les cellules nucellaires qui se résorbent progressivement. Pour indiquer avec précision la position exacte des cellules du sac, nous avons fait choix d'une préparation où cette résorption est complète, FIG. 19. Dans la grande majorité des cas, de nombreux débris persistent jusqu'au stade de la fécondation.

Les *synergides*, dont la forme correspond à celle que GUIGNARD observe pour *Capsella bursa-pastoris*, s'allongent côte à côte, en massues, de façon à présenter leur pointe à l'entrée du micropyle. L'extrémité renflée contient une vacuole. L'*oosphère*, très petite, est appliquée contre les sommets des deux synergides et présente dans son noyau un nucléole unique. Les deux *noyaux polaires*, prêts à se fusionner, sont accolés dans le voisinage immédiat de l'oosphère. Une bande protoplasmique assez large relie ces éléments aux *antipodes* très petites, déjà en voie de disparition, et placées à l'autre extrémité du sac. La fusion des noyaux polaires a lieu, comme dans *Capsella*, avant la fécondation.

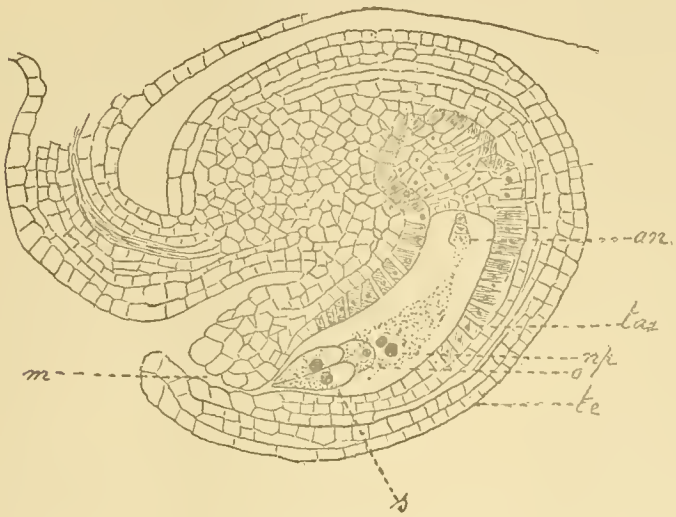


FIG. 19.
Cardamine pratensis.
Sac embryonnaire avant la fécondation.
D ZEISS × 4.

Sisymbrium taraxacifolium. La genèse du sac embryonnaire y est analogue à celle que nous venons de décrire chez *Cardamine pratensis*. Les éléments supérieurs des tétrades s'écrasent sous la poussée des cellules inférieures. Cependant la cellule définitive, à la base de la tétrade privilégiée, s'accroît plus que ses congénères. D'autre part, la base du nucelle est souvent envahie par un tissu serré provenant de quelques cellules sous-jacentes au nucelle et qui s'insinue entre les débris des produits tétradiques.

Nous avons obtenu quelques préparations où la différenciation des éléments issus de la cellule du sac s'accuse nettement au rouge-congo. L'une d'elles est dessinée, FIG. 2 de la planche. La désagrégation des éléments étrangers aux deux tétrades y est caractéristique. Cependant il est hors de doute que les débris qui entourent le sac proviennent des tétrades précédemment décrites : la présence des nucléoles volumineux nous renseigne suffisamment à ce sujet. Les cellules de la calotte qui surmonte la tétrade de l'oosphère sont encore parfaitement reconnaissables. Le protoplasme des

vieilles cellules refuse toute coloration au rouge-congo et se détache en gris sur le protoplasme rougi des jeunes tétrades. L'évolution du sac se poursuit normalement comme nous la décrivons dans d'autres espèces.

De l'examen attentif du développement chez *Sisymbrium taraxacifolium*, nous pouvons conclure que la *réduction du tissu sporogène est plus hâtive que celle de Cardamine pratensis* et constitue un premier pas vers *l'élimination complète de multiples archéspores, au profit d'une seule initiale, telle qu'elle existe dans Draba verna.*

Sisymbrium thalianum. Les trois cellules supérieures de la tétrade sont rapidement refoulées par le développement de la cellule du sac embryonnaire. Nous retrouvons leurs débris sous forme de calottes minces concentriques, couronnant le sommet de la cellule-mère. Une couche de petites cellules nucellaires remplit l'espace compris latéralement entre l'épiderme et la tétrade, FIG. 20. On observe dans cette coupe le développement des téguments et la différenciation précoce du feuillet intérieur du tégument interne. Nous réservons, comme chez *Cardamine*, l'étude de cette couche pour un chapitre ultérieur. Les divisions successives de la cellule-mère, dans des plans différents, FIG. 21, engendrent les deux groupes de quatre noyaux. Bientôt l'ordination des éléments commence comme il a été décrit pour les espèces précédentes. *Synergides*,

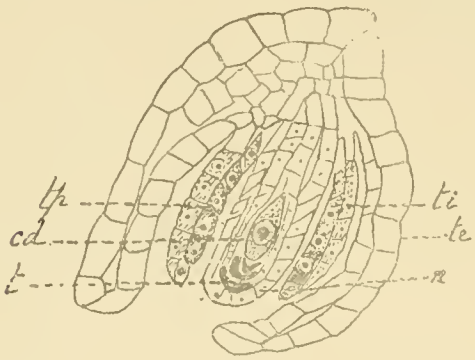


FIG. 20.
Sisymbrium thalianum.
Cellule définitive du sac embryonnaire.
1/15 KORISTKA × 4.

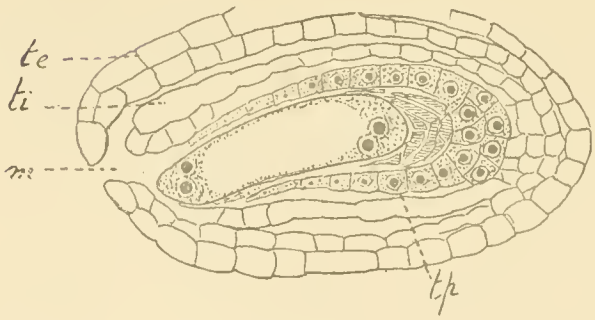


FIG. 21.
Sisymbrium thalianum.
Sac embryonnaire avec 4 noyaux.
1/15 KORISTKA × 4.

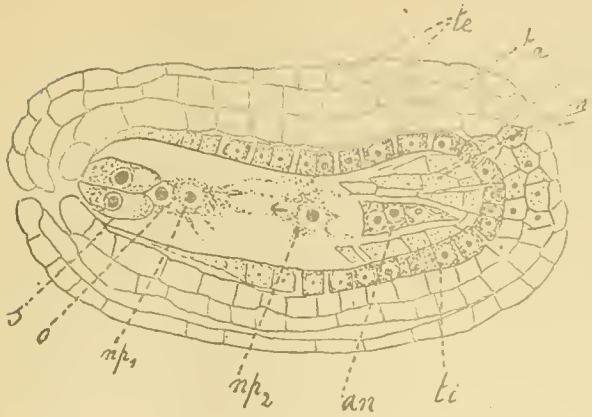


FIG. 22.
Sisymbrium thalianum.
Sac embryonnaire avant la fusion des noyaux polaires.
1/15 KORISTKA × 4.

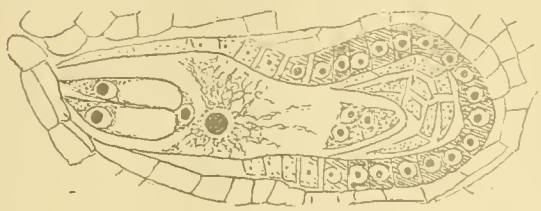


FIG. 23.
Sisymbrium thalianum.
Sac embryonnaire à l'époque de la fécondation.
1/15 KORISTKA × 4.

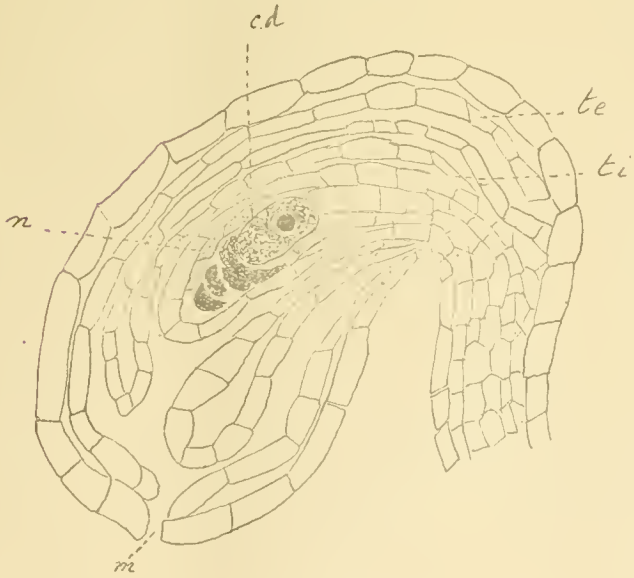


FIG. 24.
Draba verna.
Cellule-mère définitive du sac embryonnaire.
1/15 KORISTKA × 4.

oosphère, *noyaux polaires* et *antipodes* occupent les positions que nous leur avons trouvées chez *Cardamine* et *S. taraxacifolium*, FIG. **22**. Cependant les antipodes restent plus développées que chez *Cardamine*, et les vacuoles des synergides sont ici plus étendues. C'est aussi le noyau polaire antipodial qui vient se joindre à l'autre tout près de l'oosphère. Leur fusion a lieu avant la fécondation, FIG. **23**. Remarquons en outre que la région antipodiale est occupée par un îlot assez serré de cellules nucellaires. Un beau protoplasme irradiant s'étend autour du noyau du sac embryonnaire.

Le sac embryonnaire lui-même, dans cette FIG. **23**, est vu de face, de façon que la courbure qu'il possède à ce stade reste complètement masquée.

Draba verna. La tétrade subit le même sort que chez *Sisymbrium thalianum.* Les 3 cellules supérieures sont écrasées par la cellule du sac embryonnaire et sont représentées dans la FIG. **24** par de petits crois-

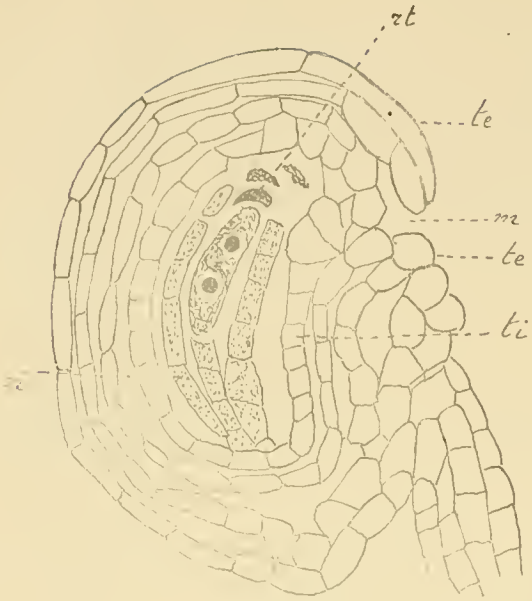


Fig. 25.
Draba verna.
Sac embryonnaire à 2 noyaux.
1/15 Koristka × 4.

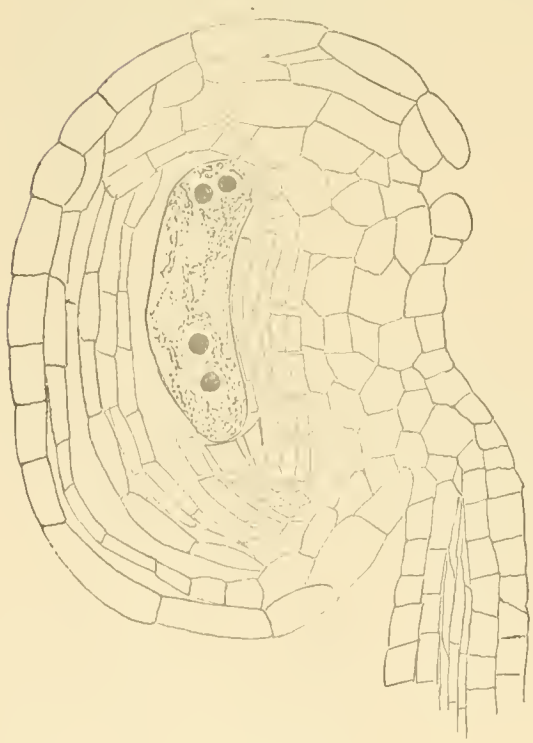


Fig. 26.
Draba verna.
Sac embryonnaire à 4 noyaux.
1/15 Koristka × 4.

sants fortement colorés. Les cellules latérales du nucelle, assez volumineuses, sont destinées à disparaitre, résorbées par le sac embryonnaire. Les téguments se sont déjà rejoints pour dessiner le micropyle. En même temps l'ovule prend une forme nettement campylotrope, grâce surtout à l'allongement des cellules du tégument externe, fig. **24** et **25**. Dans la fig. **25**, la première division du sac embryonnaire apparait achevée.

La fig. **26** montre un sac embryonnaire à 4 noyaux, qui se placent deux à deux aux extrémités de la cellule. Nous remarquons que ces noyaux sont tous caractérisés par un nucléole central volumineux, alors que le réseau n'est représenté que par une bande peu apparente et de très minime étendue.

Enfin les deux groupes de 4 noyaux se forment aux confins d'un sac déjà fort courbé, fig. **27**, et dont la cavité ne contient qu'une mince couche protoplasmique pariétale reliant les deux groupes nucléaires. A ce stade, toute trace de nucelle a disparu latéralement, tandis que la base de l'organe est occupée par un tissu de cellules différenciées dont il sera question plus loin.

Au stade de la fécondation,

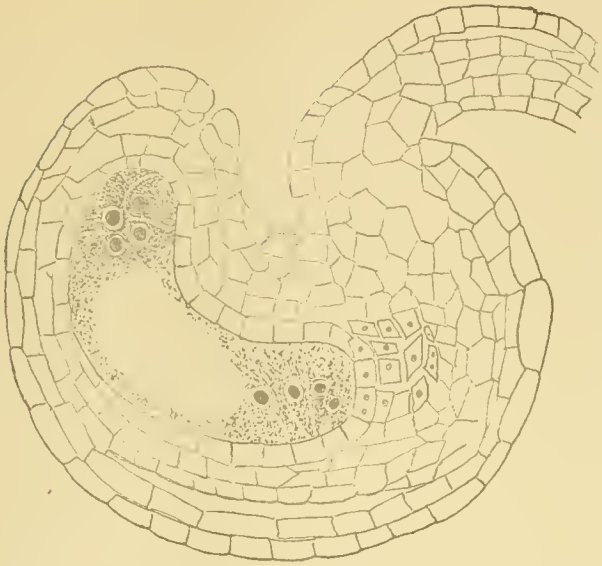


Fig. 27.
Draba verna.
Sac embryonnaire contenant les 8 noyaux.
1/15 Koristka × 4.

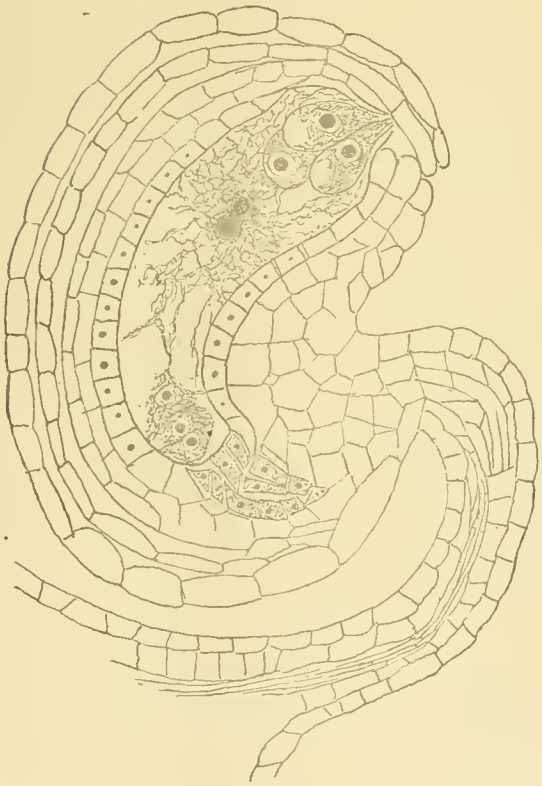


Fig. 28.
Draba verna.
Coupe axiale de l'ovule à l'époque de la fécondation.
1/15 Koristka × 4.

fig. 28, le sac embryonnaire a la forme d'un croissant renflé à l'extrémité micropylaire. Les deux *synergides*, accolées, ont leur pointe introduite dans le micropyle et présentent une grande vacuole et un noyau à un nucléole. L'*oosphère* est de volume moindre, couronne les synergides, et contient un protoplasme plus dense. Les deux *noyaux polaires* se fusionnent, avant la fécondation, près de la cellule femelle. Un protoplasme rayonne abondamment autour d'eux et rejoint en minces cordons anastomosés les 3 *petites antipodes* placées à la file dans la région opposée de la cavité du sac.

L'ovule montre, en coupe axiale, sa courbure campylotrope. Les deux téguments, constitués chacun d'un double feuillet cellulaire, se rejoignent devant le bec des synergides. L'organe est prêt pour la fécondation.

Chapitre III.

Développement des grains de pollen.

Nous ne donnerons qu'une description succincte des diverses phases du développement du pollen. L'objet en lui-même se prête mal à une étude approfondie des cinèses, à cause de la petitesse des éléments nucléaires. D'autre part, toutes nos coupes ont été réservées à l'examen des organes femelles, et colorées dans ce but, de sorte que beaucoup de loges n'ont pas le degré de coloration exigé pour des recherches cytologiques minutieuses.

Nous nous bornerons donc à étudier quelques phases de la microsporogenèse; la similitude des aspects est si grande, chez les *Crucifères*, que nous avons négligé, après coup, de faire graver nos dessins représentant le pollen de *Cardamine*, de *Sisymbrium* et d'autres espèces à divers stades de développement, estimant que les dessins se rapportant à la seule *Draba verna* pouvaient, avec une exactitude très grande, être rapportés aux autres espèces décrites dans cet ouvrage.

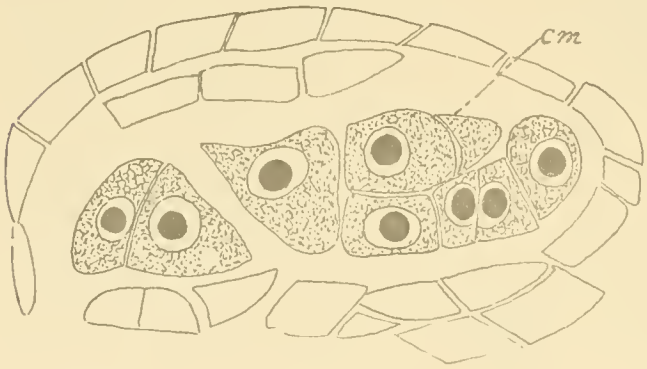


Fig. 29.
Draba verna.
Loge d'anthère. Cellules-mères polliniques.
1/15 Koristka × 4.

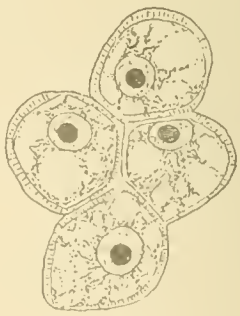


Fig. 30.
Draba verna.
Tétrade pollinique.
1/15 Koristka × 4.

Dans les très jeunes bourgeons floraux, où les ovaires ne portent encore aucun ovule, les loges des anthères contiennent déjà les cellules-mères polliniques telles qu'elles sont dessinées dans la fig. 29, à l'état de repos. Un seul gros nucléole représente l'élément chromatophile visible, le reste du

noyau est tellement peu coloré dans nos coupes qu'il échappe à toute investigation. Quant au protoplasme, il est assez dense, porte la teinte grise caractéristique des sporocytes, et présente quelques petites vacuoles.

Les sporocytes subissent une double division très rapide et donnent naissance à des tétrades, comme il en est représenté une, FIG. **30**. Ces jeunes tétraspores sont très vacuolisées et contiennent un petit noyau avec nucléole unique.

Ces spores se détachent bientôt les unes des autres et édifient leur épaisse membrane à canelures régulières. Elles portent trois pores allongés représentés en coupe dans la FIG. **31**. Au moment où s'annonce le début de la 1re cinèse gamétophytique, une vacuole énorme a envahi la région centrale de la cellule et refoulé protoplasme et noyau contre la membrane. Une première division partage la spore en deux parties très inégales, séparées par une membrane convexe vers le centre. La grande portion représente la cellule végétative, la petite portion lenticulaire, FIG. **32**, est la cellule-mère des gamètes mâles, FIG. **33**.

FIG. **31**.
Draba verna.
Grain de pollen uninucléé.
1/15 KORISTKA × 8.

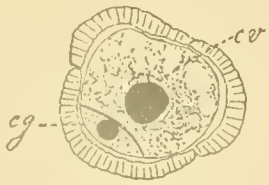


FIG. **32**.
Draba verna.
Grain de pollen binucléé.
1/15 KORISTKA × 8.

FIG. **33**.
Draba verna.
Grain de pollen avec noyau végétatif et deux gamètes.
1/15 KORISTKA × 8.

Ceux-ci présentent une forme ovoïde ou en croissant; dans le contenu très dense de l'élément végétatif, on ne peut guère distinguer leur cytoplasme réduit. Le noyau est allongé, compact, sans structure appréciable, même aux plus forts grossissements. C'est aussi sous cette forme que les a observés GUIGNARD dans *Capsella bursa-pastoris* (15). Le noyau végétatif est irrégulier, et nous n'avons pu lui découvrir de membrane distincte.

Germination des grains de pollen. Aussitôt que l'intine pousse une hernie par un pore élargi du grain attaché à une papille du stigmate, les *deux gamètes quittent ensemble la coque, suivis du magma épais et du noyau*

végétatif, FIG. 34. Nous avons observé le même phénomène dans *Sisymbrium thalianum*, et remarqué la reptation du tube pollinique naissant le long des papilles gluantes, FIG. 35. Les tubes polliniques s'insinuent entre les cellules du stigmate qui convergent vers le tissu conducteur plus profond et central, lequel les conduit à la région placentaire du replum. Celui-ci est constitué de cellules fibrillaires minces, peu nombreuses, détachées, formant un tissu très lâche, gélifié, et limité par un épiderme à petites cellules régulières tapissant la face interne des loges de l'ovaire, FIG. 36. Les tubes rampent le long des fibrilles, sautent de l'une à l'autre, atteignent l'épiderme qu'ils longent sur une étendue de quelques cellules, s'infiltrent entre deux cellules contiguës et, débouchant sur la face interne des loges, rampent quelque temps sur cette paroi avant de s'aventurer dans la cavité libre de l'ovaire, à la recherche des ovules, FIG. 36.

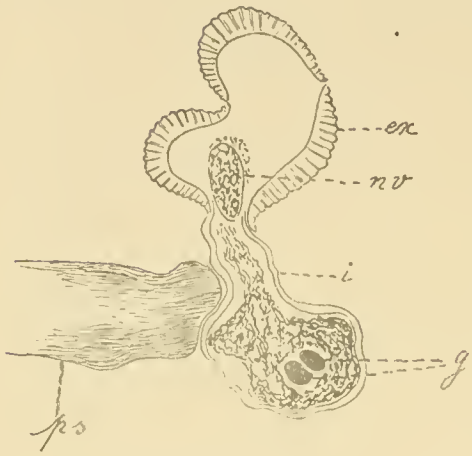


FIG. 34.
Draba verna.
Grain de pollen germant sur une papille du stigmate.
1/15 KORISTKA × 8.

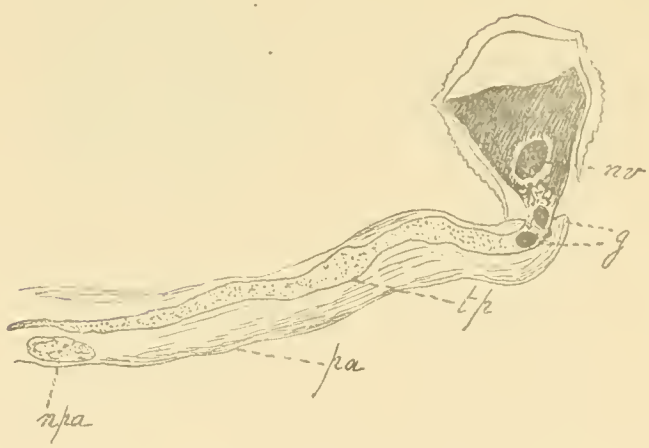


FIG. 35.
Sisymbrium thalianum.
Grain de pollen germant sur une papille du stigmate.
1/15 KORISTKA × 8.

La FIG. 37 nous montre le trajet d'un tube pollinique sur l'épiderme du replum, et son entrée dans la loge du fruit. Les deux gamètes ont parcouru de compagnie le long trajet décrit, et se trouvent engagés près de l'extrémité du boyau. Ils sont entourés du contenu fortement coloré du tube pollinique, d'une densité telle qu'il nous a été impossible d'y retrouver le noyau végétatif.

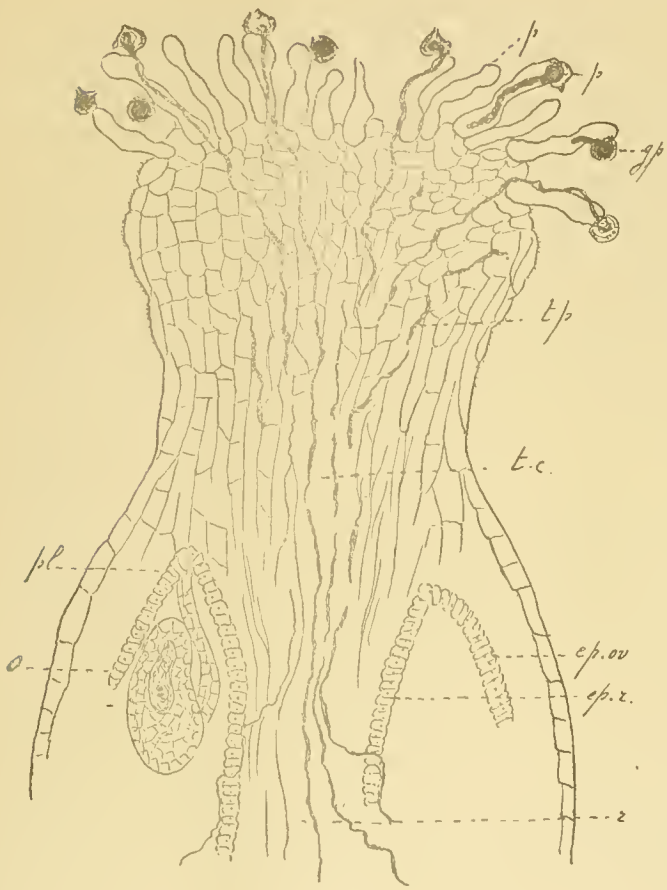


FIG. 36.
Draba verna.
Coupe longitudinale du sommet du pistil.
Trajet des tubes polliniques.
D ZEISS × 1.
2

C'est surtout dans la région pariétale placentaire que les tubes polliniques sont les plus nombreux, quoique nous en ayons cependant retrouvé au milieu du replum, dans l'axe même de la jeune silique.

Le contact intime que l'on observe entre les tubes polliniques et les éléments le long desquels ils cheminent prouve que, par leur surface de contact, ils absorbent les substances destinées à produire la pression osmotique nécessaire pour leur allongement. L'osmose qui a lieu sur la papille du stigmate, si elle est cause du gonflement du grain et des débuts de sa germination, serait insuffisante pour achever celle-ci. D'ailleurs, nous avons retrouvé mainte coque complètement vidée dont le boyau n'avait pas atteint l'ovule.

Dans ce cas, la *vis a tergo* qui pousserait le tube pollinique à s'allonger, fait nécessairemeut défaut.

CHAPITRE IV.

La fécondation.

Draba verna. Le tube pollinique pénètre dans le micropyle, envahit une synergide qu'il détruit, et s'ouvre pour mettre en liberté les deux gamètes. L'un deux s'accole à l'oosphère, l'autre aux noyaux polaires fusion-

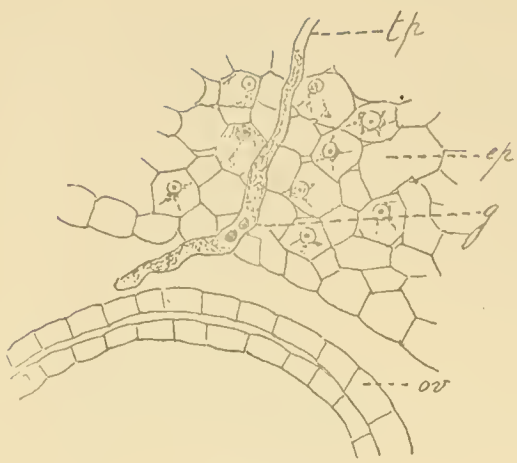


Fig. 37.
Draba verna.
Tube pollinique pénétrant dans la cavité de l'ovaire.
1/15 Koristka × 4.

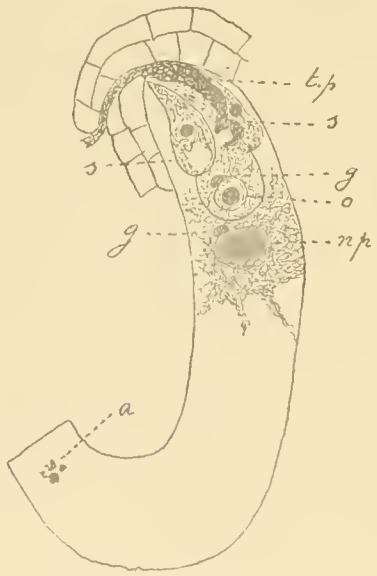


Fig. 38.
Draba verna.
Double copulation.
1/15 Koristka × 4.

nés, fig. 38. *Draba verna présente donc bien le phénomène de la double copulation.* C'est Guignard (15) qui découvrit les deux cas jusqu'ici connus de double copulation chez les *Crucifères*, dans *Capsella bursa-pastoris* et *Lepidium sativum.*

Les phénomènes que nous venons de décrire concordent avec ceux observés par Guignard dans *Capsella.* Cependant cet auteur a, semble-t-il, exagéré les dimensions des gamètes qui, même après contact prolongé avec l'oosphère ou le double noyau polaire, ne nous ont guère paru plus gros que ceux que nous représentons, fig. 38, au grossissement de 800 diamètres. Ces gamètes apparaissent sous la forme d'un corps très chromatique, entourés d'une mince auréole claire. Il nous a été impossible de trancher, à l'aide de notre matériel, le point de savoir si ces corps chromatiques correspondent au nucléole ou s'ils représentent le noyau tout entier complètement ramassé. La copulation est si rapide que nous n'avons pu déterminer si l'union des gamètes est simultanée ou non, ni les fixer durant leur court trajet.

Le tube pollinique reste fortement coloré, et remplit de son contenu la synergide envahie. Quant aux antipodes, elles ne sont plus représentées que par quelques débris colorés, dans le cul de sac formé par la courbure du sac embryonnaire.

Sisymbrium thalianum. Nous avons établi précédemment que, dans cette plante, à l'époque de la fécondation, la fusion des noyaux polaires est achevée. A ce moment, les antipodes sont en pleine dégénérescence et dans maint ovule il n'en existe plus que des traces.

La FIG. 3 de la planche nous montre la fusion du gamète mâle avec le noyau endospermique; le second gamète n'est pas visible, malgré la proximité du tube pollinique qui a rempli de son contenu granuleux et coloré la synergide voisine. D'autre part, dans la FIG. 4 de la planche, un gamète se fusionne à l'oosphère, alors que la 1re division endospermique est achevée. Nous concluons de ces faits que dans *S. thalianum la »fécondation« du noyau du sac précède celle de l'oosphère.*

Cardamine pratensis. Quand le tube pollinique envahit la cavité du sac embryonnaire, la fusion des deux noyaux polaires a commencé, mais les nucléoles sont encore distincts l'un de l'autre. C'est alors que nous retrouvons l'un des gamètes mâles accolé à la membrane, tandis que l'autre est adhérent au noyau de l'oosphère, FIG. 5 de la planche.

La copulation endospermique précède celle de l'oosphère. En effet, d'autres cas observés nous montrent le gamète endospermique en contact avec le double noyau polaire, alors que le second gamète se retrouve encore dans la synergide envahie. D'autre part, dans les préparations où les deux noyaux mâles sont accolés à leur élément respectif, c'est toujours le gamète endospermique qui l'emporte en volume sur son congénère.

On peut observer ce fait dans la FIG. 5 de la planche. De même que chez *S. thalianum*, certains sacs contiennent encore, au moment de la copulation, des restes d'antipodes, tandis que d'autres ont résorbé jusqu'aux derniers vestiges de ces petites cellules.

La fusion des noyaux centraux s'achève rapidement, tandis que leurs nucléoles gonflent beaucoup et restent encore longtemps distincts dans le noyau endospermique définitif [1].

---

[1] Nos recherches sur *S. officinale, Thlaspi arvense, Barbarea,* n'ont pas abouti. Ce résultat, qui s'explique d'ailleurs par les difficultés mêmes de pareilles recherches, ne peut être interprété que comme un insuccès, car il nous semble indubitable que chez toutes les crucifères existe la double copulation. Ce phénomène est maintenant connu dans un bon nombre de plantes. On en trouvera une liste dans le beau travail de FUEL (07) sur *Saxifraga.* Il faut y ajouter, entre autres, *Potamogeton* (MELVILLE COOK, 08) et *Cypripedium* (PACE, 08).

Chapitre V.

Développement de l'embryon.

Strasburger (18) renseigne *Capsella bursa-pastoris* comme objet classique pour l'étude du développement de l'embryon chez les Dicotylédones hypogynes. Nous retrouvons, sommairement décrites dans son Traité de botanique, quelques phases empruntées au travail de Hanstein sur cette matière.

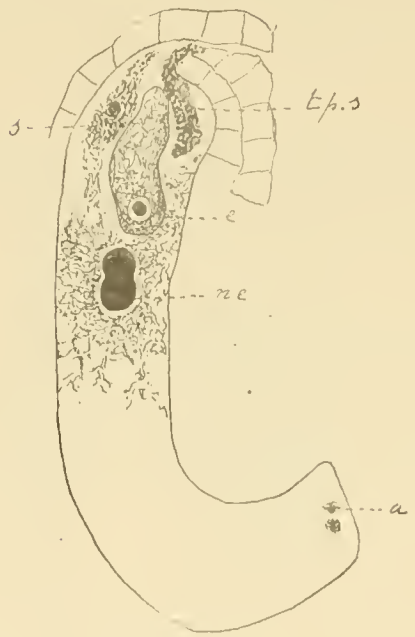


Fig. 39.
Draba verna.
Sac embryonnaire au moment où commence le développement de l'embryon.
1/15 Koristka × 4.

Tout récemment a paru sur le développement de l'embryon de *Capsella* une étude de M. Schaffner (19). Quand ce travail nous parvint, nous venions de terminer nos recherches sur *Draba verna*, et nous avons pu constater l'analogie profonde des divers stades embryonnaires dans les deux *Crucifères*. Nos recherches ultérieures dans *Cardamine pratensis* et *Sisymbrium thalianum* ont confirmé nos premiers résultats, de sorte que l'étude comparée des travaux déjà publiés et des observations qui suivent nous autorise à conclure qu'il existe chez les crucifères un *plan général de développement de l'embryon*, dont les diverses espèces ne s'écartent que par des détails d'ordre secondaire, détails dont nous ferons mention pour les plantes étudiées par nous.

Nous adjoindrons à ces recherches nos observations sur l'histoire du développement des diverses régions de la graine.

Draba verna. Après la fusion intime des gamètes mâles avec l'oosphère et le noyau définitif du sac embryonnaire, l'oosphère s'allonge en un jeune embryon, dont l'extrémité tournée vers le micropyle s'insinue entre les synergides. Entretemps la synergide intacte entre, à son tour, en résorption et laisse libre champ pour le développement de la base de l'embryon,

FIG. 39. Ses débris persisteront longtemps, ainsi que le contenu dense et granuleux du tube pollinique, FIG. 39, 40 et 41. A ce stade, les trois *Crucifères* observées présentent les mêmes phénomènes.

L'embryon s'allonge bientôt dans le boyau étroit du sac et forme un tube étiré, uninucléé, FIG. 40 et 41.

Cet allongement est particulièrement remarquable dans *Draba verna*, FIG. 41. Le noyau s'avance vers le sommet de ce tube, où s'accumule aussi un protoplasme très dense, tandis que la partie basilaire est vacuolisée. Les préparations obtenues à ce stade nous laissent l'impression d'un tube s'efforçant de se dégager de l'impasse qui l'enserre et l'empêche de développer librement le corps embryonnaire terminal. Celui-ci ne pourra s'accroître que dans le coude élargi du sac, FIG. 42.

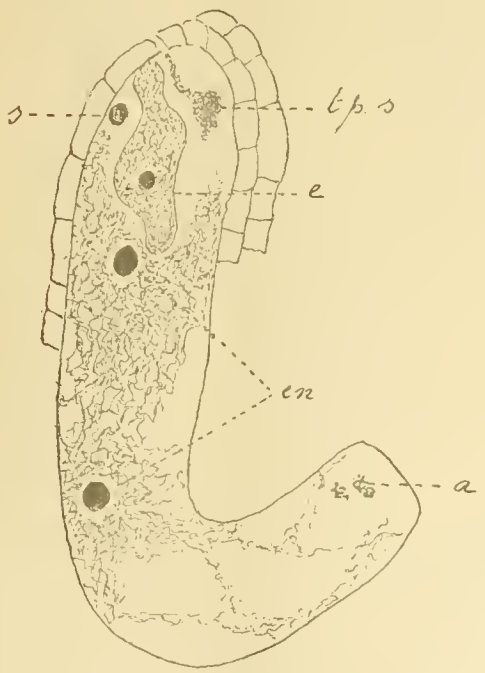


FIG. 40.
Draba verna.
Deux noyaux endospermiques.

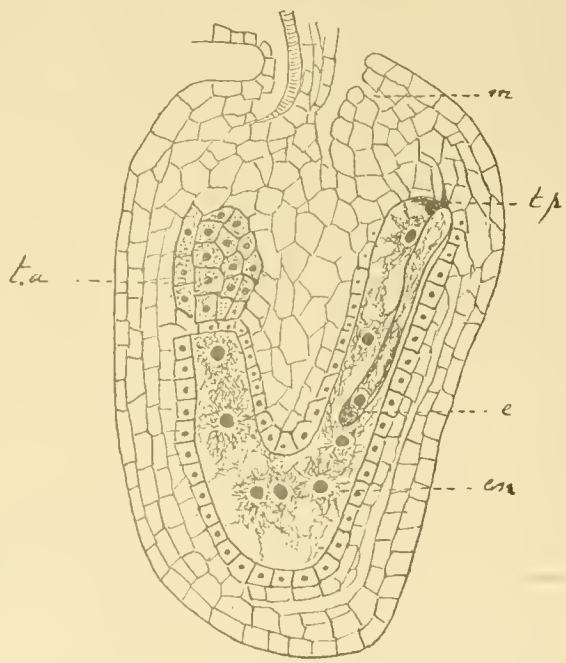


FIG. 41.
Draba verna.
Coupe d'une jeune graine avec embryon unicellulaire allongé.
D ZEISS × 4.

Dans *Draba verna*, seule plante où nous avons recherché, phase par phase, tous les stades du développement, le noyau terminal se divise en deux noyaux, dont l'un reste dans la région médiane et l'autre progresse vers l'extrémité. Tous deux se divisent à leur tour; en même temps,

l'extrémité du tube accuse un léger renflement, dans lequel s'insinue le noyau supérieur issu de cette seconde division. Il se forme alors un léger étranglement qui indique la démarcation entre le *filet suspenseur*, à ce moment trinucléé, et le *proembryon terminal*. Une mince membrane achève la séparation des deux régions indiquées, FIG. **42**.

FIG. **42**.
Draba verna.
Sac embryonnaire et embryon quadricellulaire.
1/15 KORISTKA × 4.

Bientôt apparaît, dans le proembryon, une *division perpendiculaire à l'axe*, FIG. **43**, *a*, suivie d'*une division axiale des deux cellules-sœurs*. La sphère qui représente, à ce moment, le proembryon, se partage ainsi en quadrants symétriques séparés par deux cloisons à angle droit, l'une dans le plan axial, l'autre perpendiculaire à celui-ci.

Ensuite, la région du filet suspenseur voisine du proembryon s'élargit, et *le noyau qui s'y trouve se divise une dernière fois*, *b*. Une cloison transversale délimite, au contact du proembryon, une cellule qui s'engage dans la portion basilaire du proembryon lui-même et *donnera l'hypophyse de l'embryon*, *c*, *d*.

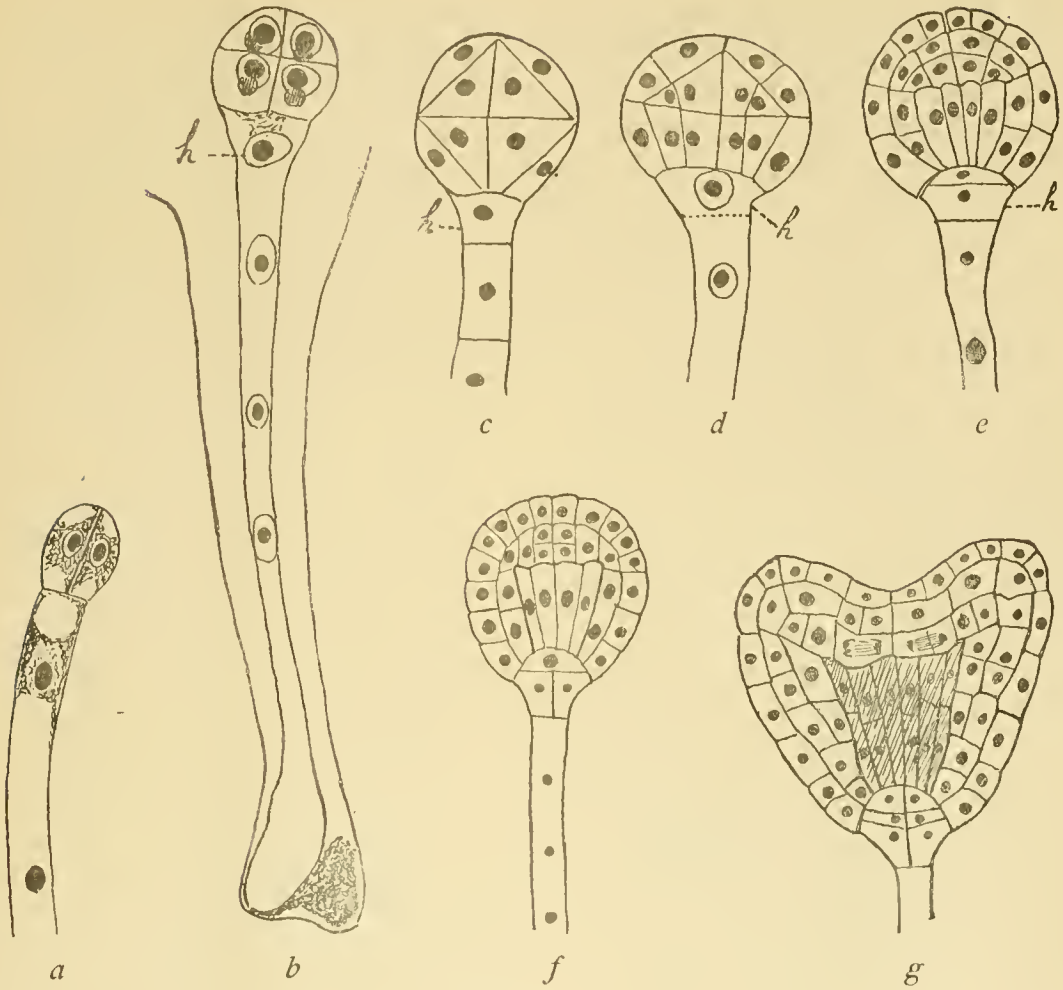


FIG. 43.
Draba verna.
Développement de l'embryon.
1/15 KORISTKA × 4.

Nos observations sur la genèse de l'hypophyse chez *Draba verna* concordent donc en tous points avec celles de SCHAFFNER sur *Capsella bursa-pastoris*.

La FIG. 8 de la planche nous renseigne aussi d'une façon précise au sujet de *Cardamine* : la similitude du développement y est absolue. Nous y voyons aussi la cellule supérieure du filet suspenseur s'engager dans la région basilaire de l'embryon pour y engendrer la future hypophyse.

Nous tenons à signaler que le nombre de cellules du filet suspenseur reste, dans *Cardamine pratensis* et *Draba verna*, réduit à trois, alors que,

conformément aux observations de SCHAFFNER, on en compte un plus grand nombre dans *Capsella bursa-pastoris*. D'autre part, le filet suspenseur est caractérisé, dans cette dernière espèce, par un développement très prononcé de la cellule inférieure qui porte tout l'organe : elle prend l'aspect d'une outre gonflée. La cellule homologue chez *Draba* et *Cardamine* n'accuse pas ces proportions exagérées, FIG. **43**, *b*, FIG. **44**.

Les quadrants de l'embryon se divisent bientôt simultanément, de façon à partager la sphère embryonnaire en *octants*, FIG. **43**, *b*. Des cloisons périclines partagent ensuite chacun d'eux en une calotte périphérique et une cellule centrale, *c*. Ces cloisons périclines, obliques à 45° sur l'axe et rigoureusement perpendiculaires l'une sur l'autre, sont suivies de la division radiale des calottes, et de divisions longitudinales de la partie centrale, *d*. Il s'établit ainsi des *assises concentriques de cellules quelque peu groupées en octants, entourant un groupe de cellules intérieures qui sont allongées suivant l'axe*, *e*, et qui dans leur ensemble représentent en coupe axiale, *f*, un trapèze plus ou moins régulier. Elles sont le point de départ des éléments conducteurs de l'embryon, et apparaissent déjà, dans ces stades de début, nettement différenciées, et colorées en gris dans nos préparations, FIG. **43**, *g*. Les cellules des octants supérieurs donnent origine aux cotylédons, les octants inférieurs formeront la région hypocotylée.

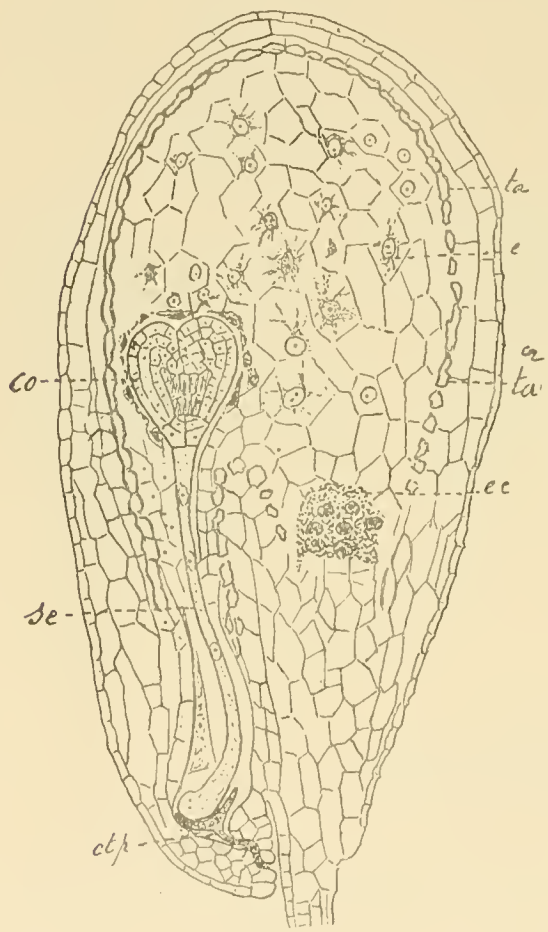


FIG. **44**.
Draba verna.
Coupe de jeune graine.
D ZEISS × 4.

Qu'est-il advenu de l'hypophyse monocellulaire, durant ce développe-

FIG. 45.
Draba verna.
Coupe d'une jeune graine,
embryon et cotylédons accombants.
D ZEISS × 4.

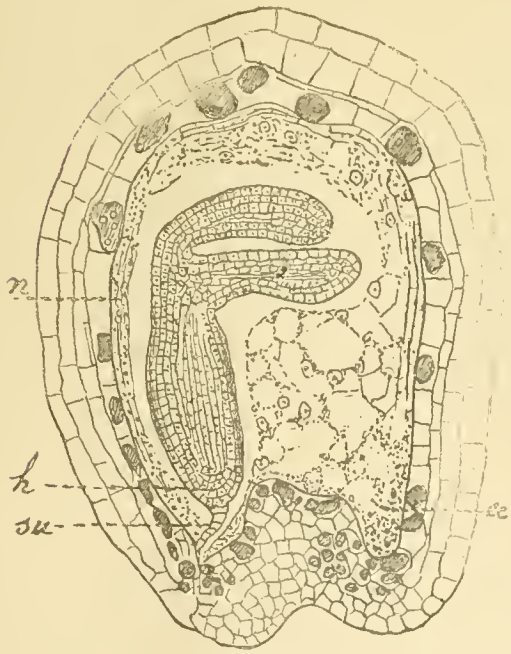


FIG. 46.
Sisymbrium thalianum.
Coupe d'une jeune graine,
embryon et cotylédons incombants.
D ZEISS × 4.

ment de l'embryon? Elle subit une première *division perpendiculaire à l'axe;* la cellule inférieure refoule sa congénère vers l'embryon, dont la base s'excave graduellement sous cette poussée, FIG. 43, *e*; ensuite se réalise un cloisonnement axial de la cellule inférieure, qui se répercute dans sa voisine, FIG. 43, *f*. Il s'établit enfin, par une série de divisions, *trois étages de quatre cellules*, dans la direction axiale.

La FIG. 43, *g*, nous indique deux de ces cellules pour chaque étage, les six autres se retrouvent dans la coupe suivante. Cette région conique de l'hypophyse est destinée à produire la *radicule de l'embryon*.

Par une active prolifération des cellules latérales, les deux cotylédons naissent sous la forme de deux protubérances qui divergent d'abord, FIG. 44, et se rapprochent plus tard, sous la poussée de la région hypocotyle, qui les refoule vers la zone antipodiale de l'organe.

La FIG. 45 représente une coupe de jeune graine de *Draba verna*, perpendiculaire au plan de symétrie de l'embryon, avec *cotylédons accombants*.

Dans la FIG. 46, une section symétrique de graine de *Sisym-*

brium thalianum nous montre les deux jeunes *cotylédons incombants* prêts à se ployer, à leur point d'insertion, vers la région basilaire.

Nous n'avons pu, pour *Draba verna*, retrouver à ce stade la moindre trace de *filet suspenseur*. S'il existe encore dans la graine mûre, il doit avoir subi une réduction telle qu'on ne peut guère déceler sa présence dans l'endosperme qui l'entoure.

Chez *Sisymbrium thalianum*, le *filet suspenseur subsiste*, quoique très petit, sous la forme d'une excroissance pointue, à la base de la radicule. Celle-ci s'est développée dans les deux graines au point d'atteindre le micropyle, FIG. 47.

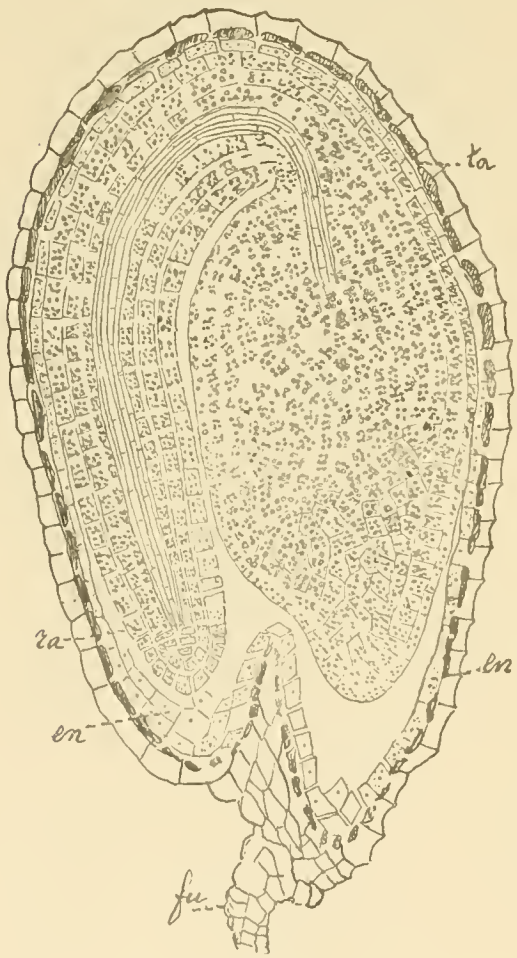


FIG. 47.
Draba verna.
Coupe d'une graine à un stade voisin de la maturité.
D ZEISS × 4.

A ce stade voisin de la maturité, FIG. 47, l'embryon occupe presque toute la cavité de la graine, ne laissant subsister qu'une mince couche de cellules endospermiques en voie de dégénérescence. Lui-même est tout gorgé de grains fortement colorés à l'hématoxyline, et de nature protéique, imbibés d'huile à l'état frais. Le tissu procambial axial s'étend depuis la pointe de la radicule jusqu'au point où les deux cotylédons se séparent l'un de l'autre. Il accuse, comme la graine elle-même, une courbure prononcée dans la région hypocotylée. Il se distingue par la forme allongée et régulière de ses jeunes éléments, privés des enclaves protéiques qui caractérisent les cellules voisines.

Au stade de maturité, l'embryon a accaparé toutes les réserves nutritives disponibles, laissant aux couches cellulaires qui l'emprisonnent un caractère purement mécanique et protecteur.

Chapitre VI.

Développement de la graine.

A. *Développement de l'endosperme.*

Après la fécondation, le noyau du sac embryonnaire grossit beaucoup, et son nucléole se gonfle. Il quitte bientôt le voisinage immédiat de l'embryon, s'avance dans le sac et se divise en deux noyaux, dont l'un se dirige vers l'extrémité antipodiale du sac, FIG. 48. Les mêmes phénomènes s'observent pour les trois espèces précédemment mentionnées, auxquelles s'applique notre description.

La FIG. 49 représente la coupe axiale du sac embryonnaire d'une jeune graine de *Draba verna* quelque temps après la première division endospermique. Le sac a pris une courbure très prononcée et se présente, en

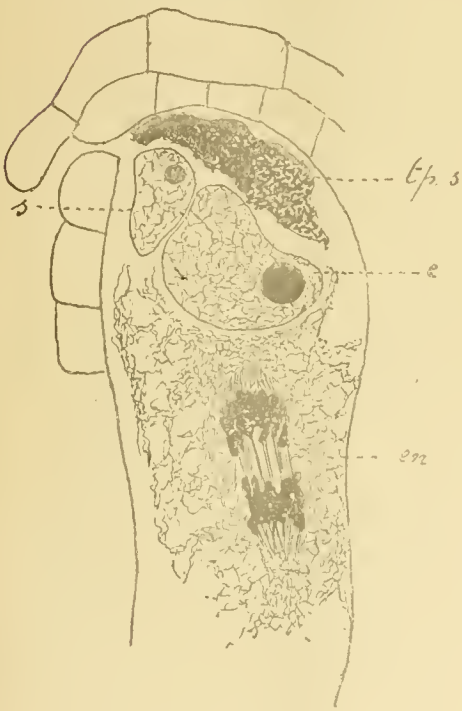


FIG. 48.
Draba verna.
1re Cinèse endospermique.
1/15 KORISTKA × 8.

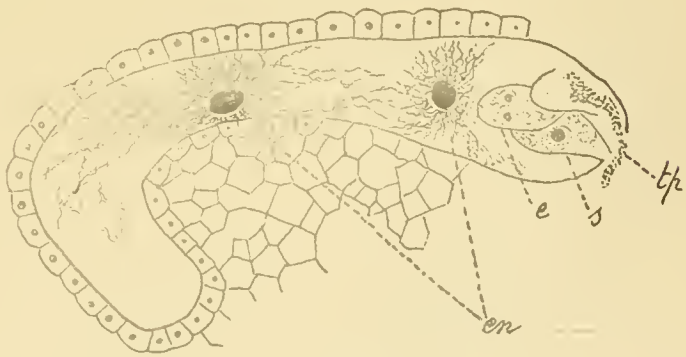


FIG. 49.
Draba verna.
Endosperme binucléé.
1/15 KORISTKA × 4.

section, sous la forme caractéristique d'un V à branches inégales. Les antipodes, parfois encore visibles après la fécondation, ont complètement disparu, et le protoplasme endospermique s'étend jusque dans le cul-de-sac de la petite branche. Le boyau pollinique est toujours nettement visible, et fortement coloré à l'hématoxyline. Parfois le noyau de l'embryon présente à ce stade deux petits nucléoles.

Chez *Sisymbrium thalianum*, FIG. **50**, l'embryon unicellulaire s'est légèrement allongé, couvert de la masse épaisse des débris des synergides et du tube pollinique. Des restes d'antipodes sont encore visibles, quoique la résorption totale soit proche. La première division de l'endosperme est achevée, et ses deux jeunes noyaux ont un gros nucléole. Bientôt de nouvelles divisions donnent un certain nombre de noyaux qui se dispersent dans toute l'étendue du sac embryonnaire, FIG. **51**. Celui-ci se recourbe encore, surtout chez *Draba verna*, où l'angle des deux branches est très aigu. Le protoplasme se partage régulièrement autour des noyaux en zones sphériques, d'où émergent de minces cordons rattachant l'un à l'autre ces îlots de protoplasme étoilé.

FIG. **50**.
Sisymbrium thalianum.
Jeune graine; endosperme binucléé.
1/15 KORISTKA × 4.

FIG. **51**.
Sisymbrium thalianum.
Sac embryonnaire. Développement de l'endosperme.
1/15 KORISTKA × 4.

Quand le nombre de ces noyaux s'est encore accru, ils vont s'accoler à la paroi du sac, et le protoplasme s'étire autour d'eux en lentilles faisant hernie dans la cavité, FIG. **42**. La *branche micropylaire se remplit d'un protoplasme plus dense et plus abondant, tandis que les cellules endospermiques chalaziennes subissent une véri-*

table hypertrophie, FIG. 44. Ce caractère est surtout manifeste dans *Draba verna*, où nous avons observé un vrai bourgeonnement, représenté FIG. 6 et 7 de la planche.

La densité du protoplasme y devient telle que ses granules s'agglomèrent en concrétions homogènes compactes, se détachant en bourgeons de la masse protoplasmique, FIG. 6 de la planche. En même temps les noyaux grossissent beaucoup et participent visiblement à l'hypertrophie générale de ce tissu.

Nous avons recherché la cause de cette exubérance nutritive localisée dans le cul-de-sac chalazien. Il nous semble qu'elle trouve son origine dans l'apport direct, en cet endroit, de matières nourricières conduites par le faisceau du funicule. En effet, la même coupe, FIG. 7 de la planche, nous renseigne que les éléments conducteurs du funicule se dirigent vers la chalaze. Le liquide nutritif y est déversé dans le tissu même qui surmonte la cavité du sac embryonnaire.

Ces cellules endospermiques accusent d'ailleurs un état de dégénérescence précoce et fourniront, par leur résorption, un appoint considérable de nourriture aux organes cotylédonaires en voie d'accroissement vers cette région. C'est un fait général bien connu que la surnutrition, engendrant l'hypertrophie de l'organe, accélère sa dégénérescence et provoque sa disparition prématurée. Tel est le sort réservé aux cellules endospermiques bourgeonnantes. Elles présentent, *à un degré considérable, un caractère transitoire*.

Les coupes anatomiques des jeunes ovules de *Crucifères* nous indiquent qu'il n'y existe qu'un seul faisceau, qui s'arrête à la base du tissu nucellaire voisin de la chalaze sans s'être bifurqué durant son trajet à travers l'ovule. Le développement de l'organe tout entier dépendra donc, en majeure partie, du courant nutritif qui circule dans ce faisceau. Or, ce développement est très rapide, car les graines atteignent leur stade de maturation peu de temps après la floraison et contiennent un embryon très riche en réserves protéiques et huileuses. La suralimentation est donc fatale dans les régions où débouchent ces faisceaux conducteurs et doit produire une action hypertrophiante, non seulement sur l'endosperme avoisinant, mais encore sur le tissu nucellaire contigu. C'est ce que nous observons, en effet, sur toutes les jeunes graines que nous avons étudiées.

Les FIG. 6 et 7 de la planche et les FIG. 41, 50 et 51, montrent que le tissu qui surmonte la chalaze, et qui est d'origine nucellaire,

présente des cellules différentiées, de forme polyédrique, souvent très régulière, dont le protoplasme dense se détache en gris sur les coupes colorées à l'hématoxyline, et dont le noyau volumineux contient un gros nucléole. La même cause engendre ici les mêmes effets : nous assistons à une *hypertrophie caractéristique du nucelle*, provenant de suralimentation, qui se représente sur l'endosperme voisin.

Schmid (10) reconnaît une signification analogue aux cellules des *haustories* de *Scrophularinées*.

D'après cet auteur, ces formations spéciales, qui caractérisent l'endosperme d'un grand nombre d'espèces, tant parmi les dialypétales que chez les gamopétales, sont des hypertrophies dues à une suralimentation provoquée par l'endiguement du courant nutritif provenant du funicule. Ces productions hypertrophiées seraient devenues spécifiques par évolution. L'auteur cite notamment les *Nymphéacées* et certaines *Caryophyllacées* comme dialypétales à haustories. L'endosperme chalazien des *Crucifères* étudiées par nous présente, à un haut degré, *les caractères des cellules géantes d'haustories :* densité du protoplasme, structure granuleuse de celui-ci, grosseur des noyaux et des nucléoles, affinité pour les matières colorantes, sont des caractères que les cellules chalaziennes de *Crucifères* possèdent comme les haustories véritables. S'il est vrai que les cellules hypertrophiées de l'endosperme restent ici confinées dans le sac embryonnaire, tout en présentant une disposition certaine au bourgeonnement, l'excitation du courant nourricier ne s'en manifeste pas moins sur le tissu nucellaire lui-même. Telle est la cause pour laquelle l'endosperme ne s'étend pas dans le nucelle lui-même.

Il serait intéressant d'étudier, à ce point de vue, des familles voisines et de rechercher l'existence réelle d'une corrélation entre les haustories véritables et les productions endospermiques des *Crucifères*.

L'endosperme, qui restait d'abord confiné en majeure partie à la paroi du sac embryonnaire, entoure bientôt d'une gaîne complètement fermée le jeune embryon en voie de développement, fig. 44.

Dans cette coupe de *Draba verna*, les cotylédons s'accusent par une échancrure légère au sommet de l'organe. La base du suspenseur, attachée d'un côté à la paroi du sac embryonnaire, est entourée d'un corps granuleux qui s'allonge dans le micropyle et dans lequel nous reconnaissons encore le boyau pollinique qui féconda l'ovule. Cette persistance du boyau à recouvrir la base de l'embryon semble prouver un rôle nourricier. En effet, l'ap-

port de substances alimentaires qu'il représente ne doit pas être quantité négligeable au début de la vie embryonnaire, si l'on songe à la réserve de matériaux accumulés dans le grain de pollen lui-même et à l'absorption parasitaire du tube pollinique durant son long trajet.

La cavité du sac embryonnaire s'étend rapidement et se trouve bientôt comblée par un endosperme assez dense, tel que nous l'avons représenté dans la FIG. 7 de la planche. Le crayon est impuissant à rendre la finesse de structure de ces cellules à protoplasme étoilé, dont les rayons s'enchevêtrent en un lacis ténu, subdivisé, plus tard, par des cloisons, en éléments polyédriques réguliers, FIG. 44, 45 et 46. C'est alors que commence à se manifester la résorption de l'endosperme. Elle débute près de l'embryon envahisseur, dont l'action dissolvante rayonne graduellement vers la périphérie du sac, FIG. 45 et 46, en produisant tout autour du jeune organe des lacunes de plus en plus étendues.

Enfin la maturation s'achève par la destruction complète de l'endosperme dont nous ne retrouvons plus qu'une couche de cellules régulières collées contre la paroi du sac embryonnaire.

B. *Développement des téguments de l'ovule.*

Dans les très jeunes ovules, peu après la formation des tétrades, les téguments sont constitués chacun *de deux feuillets de cellules* prenant leur origine à la base du nucelle. Une *différenciation très précoce* s'établit ensuite. Avant même que la coupe que dessinent les téguments en croissance ne soit fermée, la couche intérieure du tégument interne se distingue déjà, chez *Sisymbrium thalianum*, par ses gros nucléoles et son protoplasme abondant et coloré. Cette couche de cellules *fait tache* dans la préparation, comme un tissu générateur, FIG. 20 et 21. Il en est de même, à ce stade, chez toutes les *Crucifères* étudiées par nous, exception faite pour *Draba verna*, où la différenciation ne s'indique que fort tard, quand apparaissent les cotylédons.

Il est à remarquer que ces caractères distinctifs vont en s'atténuant de la chalaze au micropyle et que, lors de la formation de l'oosphère, les cellules du tégument interne qui se trouvent dans le voisinage du micropyle n'ont aucun des caractères particuliers que l'on observe dans la région antipodiale.

Cette couche correspond à ce que plusieurs auteurs ont décrit sous le nom d'*Épithélium* dans d'autres plantes (v. Goebel).

Aucun doute ne peut subsister quant à son origine : elle n'*est que l'assise interne transformée du tégument intérieur*, fig. **20**, **21**, **22** et **23**.

Les caractères différentiels vont en s'accentuant avec l'âge; les noyaux deviennent plus apparents encore; les nucléoles prennent un volume énorme, comparativement à leurs voisins. Les cellules elles-mêmes, d'abord serrées et allongées dans le sens radial, s'élargissent au fur et à mesure que le sac embryonnaire se développe. A ce stade, cette même assise ne présente encore aucun aspect particulier chez *Draba verna*.

Bientôt surgissent, dans les autres espèces, de profondes modifications dans le protoplasme de l'épithélium.

De dense et granuleux qu'il était jusqu'ici, il devient nettement fila-

Fig. 52.
Cardamine pratensis.
Enclaves de l'épithélium.
1/15 Koristka × 4.

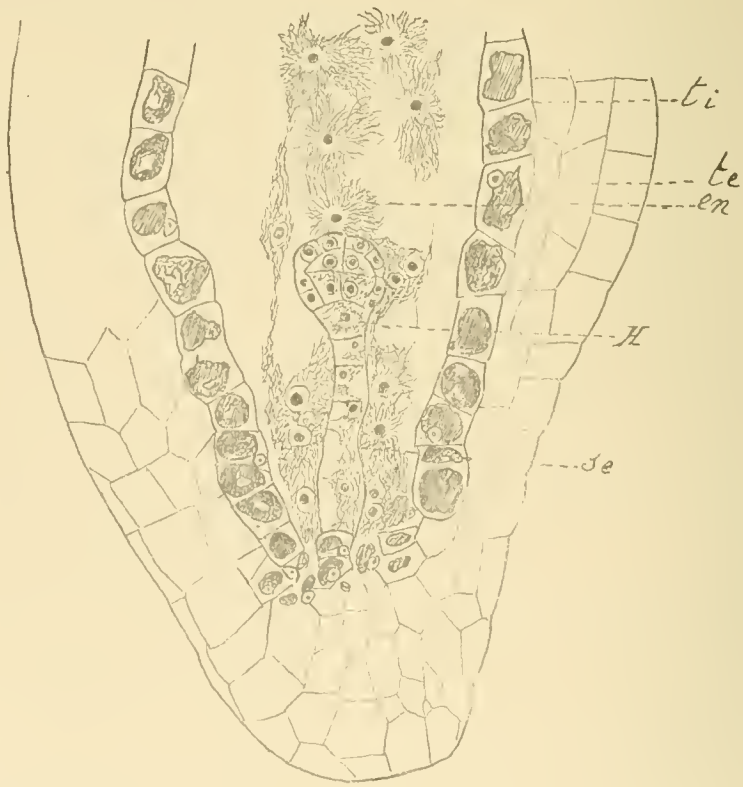


Fig. 53.
Sisymbrium thalianum.
Enclaves protéiques de l'épithélium.
1/15 Koristka × 4.

menteux, au point de faire illusion dans un certain nombre de préparations, où nous croyions, lors de nos premières observations de ces phénomènes, à des productions d'origine nucléaire. Il n'en est rien, et les amas de plus en plus denses qui apparaissent dans les cellules épithéliales ou les gros filaments qui le traversent dans d'autres préparations, proviennent uniquement du protoplasme cellulaire.

Nous ne préjugeons pas, cependant, de leur origine première, car il est intéressant de constater que le *développement croissant* de ces produits plasmiques est accompagné d'une *régression progressive* du noyau, dont le nucléole s'atténue au point de devenir indistinct dans nos coupes.

Y a-t-il diffusion du contenu du noyau dans la cavité plasmique? La dégénérescence nucléaire est-elle cause du développement anormal du protoplasme?

Pour nous, les caractères plasmiques sont, au même titre que l'atrophie nucléaire, les *signes d'une dégénérescence hâtive* de ce tissu. Après la fécondation, alors que l'endosperme commence à envahir la cavité du sac, il apparait des enclaves irrégulières, à structure filamenteuse ou vacuolaire, qui entourent le noyau comme un croissant, FIG. **52**. Peu denses, et de faible étendue au début de leur formation, elles augmentent rapidement de taille, et prennent bientôt les formes les plus disparates, FIG. **53**.

La FIG. **8** de la planche et la FIG. **54** sont spécialement dessinées dans le but d'indiquer la forme de l'épithélium chez *Cardamine*. Dans la FIG. **54**, qui représente une coupe axiale de jeune graine sectionnée suivant sa grande largeur, l'épithélium s'étend depuis le niveau d'émergence de l'embryon dans la cavité du sac jusqu'à la chalaze. Le raccordement bouclé de la chalaze à l'embryon est tapissé, lui aussi, de cellules nettement différenciées et disposées en éventail dans la coupe. Les enclaves protoplasmiques, insignifiantes aux confins de la zone, prennent de l'ampleur vers le sommet du sac, dans la région la plus éloignée de l'embryon. Elles se distinguent au microscope par leur extrême réfringence, leurs contours irréguliers, en glomérules bosselés, ou en boudins enclavant le noyau, et par leur structure interne filamenteuse ou réticulée. A ce stade, l'embryon naissant n'a que trois cellules et se trouve pour ainsi dire greffé sur le tube pollinique qui remplit le micropyle. Quelques cellules endospermiques cherchent soutien sur la paroi du sac. Seules, les cellules de l'endosperme chalazien sont groupées en un ilot isolé. Les autres couches tégumentaires, concentriques par rapport à l'épithélium, ne présentent rien de particulier.

La FIG. 8 de la planche est une section perpendiculaire à la première, dans une graine de *Cardamine* un peu plus âgée. L'accumulation des enclaves protoplasmiques est frappante : la cellule s'est presque vidée autour d'elles, et ne contient plus qu'une bande mince de protoplasme ordinaire, confiné dans les angles de la cellule.

Les jeunes graines de *Thlaspi arvense* présentent, elles aussi, un magnifique épithélium rempli de superbes enclaves réfringentes.

La FIG. 9 de la planche montre un fragment de l'épi-

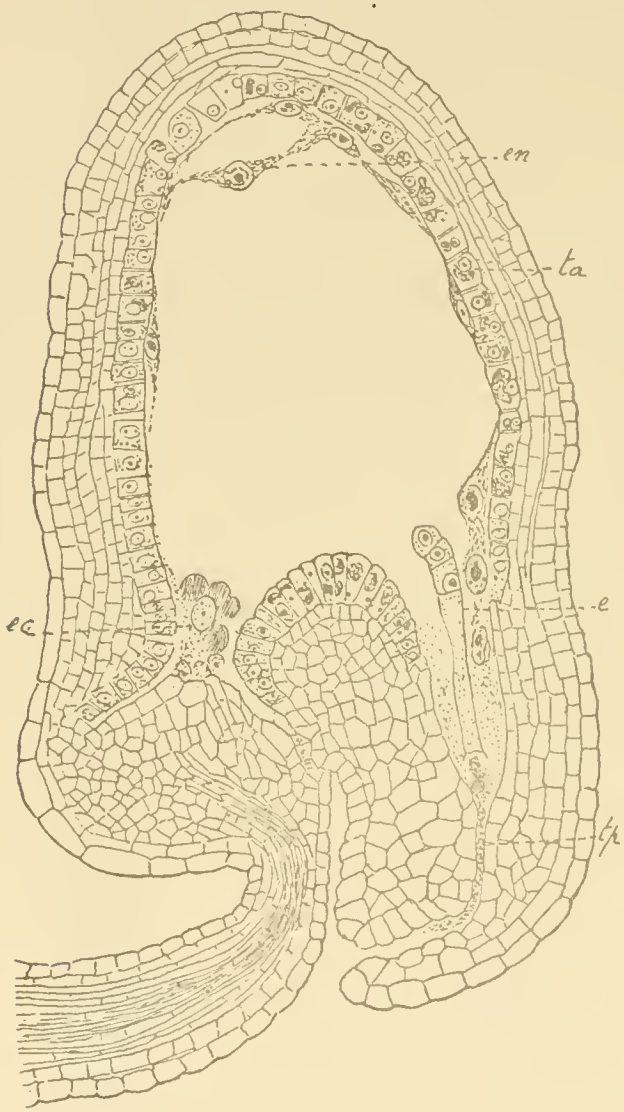


FIG. 54.
Cardamine pratensis.
Coupe axiale d'une jeune graine à embryon tricellulaire.

D ZEISS × 4.

FIG. 55.
Draba verna.
Enclaves protéiques de l'épithélium d'une graine mûre.
1/15 KORISTKA × 4.

thélium de *Draba verna* provenant d'une graine où les cotylédons sont déjà volumineux. L'épithélium y est représenté étalé. Le noyau, très peu apparent, invisible dans un certain nombre de cellules, est incrusté dans l'en-

clave énorme d'origine plasmique, dont les filaments, irrégulièrement contournés, rappellent l'élément chromatique d'un gros noyau.

Par suite du développement de l'embryon qui occupe bientôt toute la cavité du sac, il s'exerce contre l'épithélium une pression interne qui provoque l'aplatissement de ses cellules : celles-ci prennent la forme de tablettes et tombent dans un état de dégénérescence complète. Les parois cellulaires disparaissent ainsi que le noyau, et la couche épithéliale n'est plus indiquée que par l'existence d'*escarres sèches*, à structure homogène, à contours irréguliers, résidus ultimes de la destruction cellulaire, FIG. **55**.

Ces débris sont de nature *protéique* : ils donnent, au réactif de *Milon*, la coloration rouge-brique intense, qui caractérise les protéines.

Cette même réaction s'obtient du reste, aux étapes successives de l'évolution des enclaves.

Nous voyons, dans la FIG. **47**, qu'au stade de maturité de la graine de *Draba verna*, l'enveloppe tégumentaire n'est plus représentée que par l'épiderme épaissi provenant du feuillet périphérique du tégument externe, contre lequel s'aplatit la couche de débris protéiques.

Quelles sont les fonctions exercées par l'épithélium des *Crucifères?*

La question a été envisagée par un grand nombre d'auteurs, dans d'autres familles, et leurs interprétations sont fort diverses.

HEGELMAIER considère l'épithélium des *Composées* comme une couche protectrice pour le jeune endosperme et n'attribue donc à ce tissu qu'un rôle purement mécanique, au même titre que les autres couches tégumentaires.

D'autres auteurs accordent à l'épithélium du sac embryonnaire des *fonctions nutritives, exercées soit sur l'endosperme, soit sur le sac*, ou bien y voient des *fonctions digestives s'exerçant sur les éléments voisins*, qui se désagrègent alors que les cellules épithéliales persistent.

GOEBEL (21) suppose que l'épithélium ne sert que de tissu intermédiaire, *conducteur des substances nutritives* des couches périphériques vers l'embryon.

SCHMID lui attribue dans les *Scrophulariacées* un caractère *embryonnaire*. D'après cet auteur, les cellules y présentent, à un haut degré, tous les caractères d'un *méristème*, et possèdent comme telles une existence nettement limitée.

Il ne rejette pas, toutefois, l'opinion de HEGELMAIER, et admet, avec cet auteur, que la couche épithéliale peut constituer pour les tissus délicats de l'endosperme, et plus tard même pour l'embryon de la graine, une enve-

loppe protectrice d'autant plus efficace qu'il se forme souvent chez les *Scrophulariacées* une cuticule interne cellulosique recouvrant l'épithélium.

Quelle est, parmi toutes ces interprétations, celle qui concorde le mieux avec les phénomènes observés par nous sur l'épithélium des *Crucifères?* En est-il d'autres qui concordent mieux avec nos observations?

Résumons son histoire. Son origine est très précoce. Avant la fécondation, alors que le sac embryonnaire ne contient que quelques éléments cellulaires, son activité de croissance est la plus grande; ses cellules, régulièrement ordonnées, se multiplient, présentent un protoplasme très dense, un noyau volumineux, un nucléole très apparent.

Chez *Draba verna* seule, il est plus tardif et dès lors, dans cette espèce, la phase initiale des cellules jeunes et prolifiques est très réduite : les signes de dégénérescence apparaissent immédiatement.

A cette phase de multiplication succèdent aussitôt des *symptômes précurseurs d'une dégénérescence*, qui progresse ensuite jusqu'à la *destruction* complète.

Cela étant, nous croyons devoir rejeter, avant tout, l'hypothèse d'une fonction nutritive s'exerçant au profit de l'endosperme ou du sac embryonnaire. Comme en font foi nos dessins, c'est précisément dans la région antipodiale, où l'épithélium est séparé du sac par un îlot de tissu nucellaire, qu'il présente le plus son caractère de tissu jeune et actif. Il ne peut donc exercer d'influence nutritive, même sur les éléments les plus voisins, qui sont précisément destinés à une atrophie précoce.

D'autre part, quand l'endosperme envahit la paroi du sac, les caractères de l'épithélium sont déjà ceux d'un tissu en dégénérescence, et nous croyons impossible de lui reconnaître encore pendant ce stade la moindre fonction nutritive.

L'hypothèse d'une action stimulante sur l'embryon doit être, à son tour, rejetée, car c'est précisément au voisinage du jeune embryon que l'épithélium fait défaut. D'ailleurs, pendant le développement de l'embryon, la dégénérescence de ce tissu est manifeste. Nos observations concordent, à ce sujet, avec celles de Schmid sur les Scrophulariacées.

Toute fonction digestive qui aurait pour effet de créer des ferments dissolvant les cellules endospermiques au profit de l'embryon, produirait évidemment la vacuolisation de la zone périphérique de l'endosperme.

C'est le contraire que nous observons. L'embryon lui-même, fig. 45

et **46**, exerce cette action dissolvante dans son voisinage immédiat, alors que les cellules périphériques sont encore intactes.

L'épithélium serait-il, chez les *Crucifères*, un tissu emmagasinant des *réserves alimentaires* destinées à nourrir l'embryon lors de la germination?

Pour être fixé à ce sujet, nous avons recherché le sort réservé à cette couche intérieure du spermoderme, dans des graines en germination. L'embryon sort de la graine en abandonnant les débris de l'épithélium adhérents à la coque déchirée. D'ailleurs, son apport de nourriture serait insignifiant, en comparaison de la richesse alimentaire accumulée dans le corps de l'embryon gorgé d'huile et de substances protéiques.

Reste l'hypothèse de Schmid et de Hegelmaier. Elle satisfait à toutes les conditions observées chez les *Crucifères*. Nous sommes donc porté à admettre que l'épithélium, d'origine tégumentaire, est un tissu embryonnaire, à caractères de méristème, subissant une dégénérescence précoce, et destiné à protéger, comme un vrai tissu mécanique, l'endosperme et l'embryon qui remplace celui-ci à la maturité.

CONCLUSIONS.

1. Le nucelle de *Cardamine pratensis* et de *Sisymbrium taraxacifolium* est un archésporium donnant de multiples tétrades, dont les débris persistent longtemps autour du sac embryonnaire effectif.

Le nucelle de *Sisymbrium officinale*, *Sisymbrium thalianum* et *Capsella bursa-pastoris* possède plusieurs cellules primordiales dont une seule se développe et engendre une tétrade.

Barbarea vulgaris, *Thlaspi arvense*, *Draba verna* n'ont qu'une archéspore dans un nucelle très réduit.

2. Le sac embryonnaire des *Crucifères* provient de la cellule interne de la tétrade unique ou privilégiée.

3. Les noyaux polaires se fusionnent avant la fécondation à proximité de l'oosphère. Les antipodes dégénèrent prématurément.

4. A maturité, les grains de pollen des *Crucifères* renferment les deux gamètes qui précèdent le noyau végétatif dans le tube pollinique.

5. Le tube pollinique envahit une synergide, met en liberté ses deux gamètes, dont l'un se fusionne à l'oosphère, l'autre au noyau endospermique provenant des noyaux polaires.

Cette dernière fusion précède celle de l'oosphère. Cette double copulation a été observée dans *Cardamine pratensis*, *Draba verna* et *Sisymbrium thalianum*.

6. L'embryon est porté par un long suspenseur; l'hypophyse provient de la cellule supérieure du filet suspenseur. Les phases du développement de l'embryon sont les mêmes chez les diverses espèces étudiées.

7. Les cellules de l'embryon des *Crucifères* sont gorgées, à maturité, d'enclaves protéiques et huileuses.

8. Dans la région chalazienne du sac embryonnaire coudé en V, l'endosperme subit une hypertrophie précoce sous l'influence du courant nutritif émanant du funicule.

9. L'assise interne du tégument intérieur subit une différenciation précoce et donne un *épithélium* gorgé d'enclaves protéiques. Ce dernier dégénère rapidement et constitue une couche protectrice de l'embryon.

Ce travail a été fait en partie au laboratoire de Monsieur le professeur Grégoire, à l'Institut Carnoy. Qu'il nous soit permis de lui exprimer ici notre profonde gratitude pour son accueil toujours hospitalier, son obligeance extrême à éclairer nos recherches et à nous seconder de ses précieux conseils.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1. *Ed. Strasburger* : Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, 1879.
2. *Fischer* : Zur Kenntniss der Embryosack-entwicklung einiger Angiospermen; Jen. Zeitschrift für Naturw., 1880, XIV.
3. *F. Péchoutre* : Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées; Ann. sc. nat., 1902, série VIII, t. XVI.
4. *L. Guignard* : Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogances angiospermes; Ann. sc. nat., 1882, t. XIII.
5. *J. E. Webb* : A morphological study of the flower and embryo of Spiræa (Astilbe Japonica Gray); Bot. Gazette, XXXIII, 1902.
6. *M. Benson* : Contributions to the embryology of the Amentiferæ, I; Trans. Linn. Soc London, III, 1894.
7. *G. Karsten* : Ueber die Entwicklung der weiblichen Blüthen bei einigen Juglandacëen; Flora, XC, 1902.
8. *J. H. Chamberlain* : Contrib. to the life history of Salix; Bot. Gazette, XXIX, 1900.
9. *A. H. Conrad* : A Contribution to the life history of Quercus; Bot. Gazette, XXIX, 1900.
10. *Schmid* : Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceæ. Diss. Zürich, 1906.
11. *D. M. Mottier* : Contributions to the embryology of the Ranunculaceæ; Bot. Gazette, XX, 1895.
12. *J. M. Coulter* : Contribution to the life history of Ranunculus; Bot. Gazette, XXV, 1898.
13. *M. Treub* : Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel; Ann. Jard. bot. Buitenzorg, X, 1891.
14. *T. C. Frye* : The Embryosac of Casuarina stricta; Bot. Gazette, 1903, XXXVI.
15. *Guignard* : La double fécondation chez les Crucifères; Journ. de Bot., 1902.

16. *P. Guérin* : Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. Paris, 1904.

17. *H. O. Juel* : Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata; Nova acta reg. soc. scient. Upsal., 1907.

18. *Strasburger, Noll, etc.* : Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena, 1895.

19. *M. Schaffner* : Embryology of Shepperd's burse (Capsella); Contr. Bot. Lab. Ohio State Univ., XXV, 1906.

20. *Melville T. Cook* : The development of the embryosac and embryo of Potamogeton lucens; Bull. of the Torrey botan. Club, 1908.

21. *Goebel* : Organographie der Pflanzen 1898-1901.

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE.

FIG 1. *Cardamine pratensis.* Coupe longitudinale du sac embryonnaire.
d_1 et d_2 = dernière cinèse pour les tétrades du sac.
av = débris des tétrades archésporiales. Gross. : 1/15 Koristka × 4.

FIG. 2. *Sisymbrium taraxacifolium.* Coupe longitudinale du sac embryonnaire. Les deux tétrades entourées des débris des tétrades archésporiales. Gross. : 1/15 Koristka × 4.

FIG. 3. *Sisymbrium thalianum.* Double fécondation. Gamète mâle en contact avec le noyau du sac embryonnaire. Gross. : 1/15 Koristka × 4.

FIG. 4. *Sisymbrium thalianum.* Double fécondation. Gamète mâle en contact avec le noyau de l'oosphère. Première division de l'endosperme achevée. Gross. : 1/15 Koristka × 4.

FIG. 5. *Cardamine pratensis.* Double fécondation. Gamète mâle sur l'oosphère, l'autre gamète sur le noyau endospermique. Gross. : 1/15 Koristka × 4.

FIG. 6. *Draba verna.* Cellules bourgeonnantes de l'endosperme chalazien. Tissu chalazien. Gross. : 1/15 Koristka × 4.

FIG. 7. *Draba verna.* Coupe axiale d'une jeune graine. Embryon polycellulaire. Endosperme à protoplasme rayonnant. Endosperme différencié de la chalaze. Tissu chalazien. Gross. : D Zeiss × 4.

FIG. 8. *Cardamine pratensis.* Coupe axiale de la graine dans sa petite largeur. Embryon trinucléé. Tube pollinique. Endosperme et épithélium. Gross. : D Zeiss × 4.

FIG. 9. *Draba verna.* Cellules épithéliales étalées, avant la maturité. Gross. : 1/15 Koristka × 4.

R. Vandendries ad nat. del.

Lith. De Tollenaere freres Brux.

F. Biesemans Sculp.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME XXV.

I. Research on the digestive system of the Schizopoda. Anatomy, histology and physiology, by CHARLES GELDERD, D. Sc. . . 5

II. Les cinèses somatiques dans le Marsilia, par le Dr J. BERGHS . 71

III. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée?, par VICTOR GRÉGOIRE 85

IV. Some points in the structure of the Larva of Lanice conchilega, by GEO. A. ELRINGTON, D. Sc., F. L. S. 101

V. Les nerfs et les terminaisons nerveuses de la membrane du tympan, par le Prof. Doct. AGOSTINO GEMELLI, O. F. M. . . . 117

VI. L'« Étape synaptique » dans le Thysanozoon brocchii, par le Dr WILLY DETON 131

VII. Spermatogénèse dans les batraciens. La spermatogénèse dans l'Alytes obstetricans, par F. A. JANSSENS & J. WILLEMS . . . 149

VIII. Caryocinèse, centrosome et kinoplasme dans le Stypocaulon scoparium, par E. ESCOYEZ 179

IX. Les débuts de l'ovogénèse dans le Dytiscus marginalis, par PAUL DEBAISIEUX 205

X. La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le « Primärtypus », par VICTOR GRÉGOIRE 243

XI. Contribution à l'étude des neurofibrilles chez le Lombric, par J. KOWALSKI 289

XII. Recherches anatomiques sur le tube digestif des Sympodes, par LOUIS STAPPERS. 349

XIII. La théorie de la Chiasmatypie, par F. A. JANSSENS . . . 387

XIV. Contribution à l'histoire du développement des Crucifères, par RENÉ VANDENDRIES 413

MBL/WHOI LIBRARY
WH 19TM 0

1964